N1

inra

CENTRE DE RECHERCHES ZOOTECHNIQUES
ET VETERINAIRES DE THEIX

PARTICULARITES NUTRITIONNELLES DES VACHES A HAUT POTENTIEL DE PRODUCTION

I. N. R. A.
SERVICE DE DOCUMENTATION
20 DEC 1983
CENTRE DE VERSAILLES

BTT-54

BULLETIN TECHNIQUE
N°53 SEPTEMBRE 1983
trimestriel

ISSN 0395-7519

Des difficultés d'ordre technique ont empêché la parution de ce numéro dans les délais normaux. Nous comptons sur votre bienveillance pour excuser ce retard qui ne devrait pas avoir d'incidence sur la sortie du numéro de décembre.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

CENTRE DE RECHERCHES ZOOTECHNIQUES ET VETERINAIRES DE THEIX

PARTICULARITES NUTRITIONNELLES DES VACHES A HAUT POTENTIEL DE PRODUCTION

NUTRITIONAL PECULIARITIES OF HIGH YIELDING COWS

BULLETIN TECHNIQUE

N°53 SEPTEMBRE 1983

C.R.Z.V. de Theix - 63122 CEYRAT - Tel. (73) 92.42.63

Sommaire

Avant-propos
D. SAUVANT, M. JOURNET 5

Capacité d'ingestion
M. JOURNET 9

Capacité digestive et niveau de production laitière
M. DOREAU, B. REMOND 17

Equilibre endocrinien et production laitière
C. DELOUIS 27

Particularités du métabolisme énergétique
Y. CHILLIARD, B. REMOND, D. SAUVANT, M. VERMOREL 37

Particularités de la nutrition azotée
R. VERITE 65

Relations fertilité - niveau de production - alimentation
F. BADINAND 75

Particularités de la nutrition minérale
J.P. BOUCHET et L. GUEGUEN 85

Les relations génotype-nutrition en production laitière
D. SAUVANT et Y. CHILLIARD 101

Réflexions sur l'étiopathogénie des maladies de la nutrition
D. SAUVANT, Y. SOYEUX, Y. CHILLIARD 117

BULLETIN TECHNIQUE C.R.Z.V. THEIX

ABONNEMENT POUR L'ANNEE 1984 *

108,00 F T.T.C. (France)
130,00 F (Etranger)

REMARQUE IMPORTANTE :

Pour des raisons administratives, la gestion du Bulletin Technique est désormais assurée par le Service des Publications de l'INRA. De ce fait, vous voudrez bien adresser votre courrier relatif aux abonnements à l'adresse suivante :

SERVICE DES PUBLICATIONS DE L'I.N.R.A.
Route de St-Cyr - 78000 VERSAILLES

NOM ou RAISON SOCIALE de l'organisme payeur :

Nombre d'abonnements demandés :

DESTINATAIRE (S)

Nom ou Raison Sociale .....
.....
Adresse**.....
.....
.....

. Fourniture éventuelle des collections des années antérieures (4 numéros par an)

. **Paiement :** chèque bancaire ou postal établi à l'ordre de :
REGISSEUR DES PUBLICATIONS - CCP PARIS 9064-43 V

Date :

Nom (ou cachet) et signature du demandeur

* *A retourner à : SERVICE DES PUBLICATIONS DE L'INRA - Route de St-Cyr 78000 VERSAILLES*

** Veuillez nous indiquer tout changement d'adresse survenu dans l'année

Avant-propos

D. SAUVANT, M. JOURNET*
Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zootechnie
INA PG 16, rue Claude Bernard - 75231 Paris Cedex 05
**I.N.R.A., Station de Recherches sur la Vache laitière*
St Gilles - 35590 L'Hermitage

L'amélioration génétique, l'organisation de la reproduction a permis d'élever sensiblement le potentiel de production de notre troupeau laitier. La figure 1 montre ainsi que dans nos trois principales races laitières le niveau de production s'est élevé de façon importante depuis la fin des années 1970 et va continuer à s'accroître à un rythme de plus de 100 kg de lait par vache et par an par suite des modifications intervenues et en cours dans la population de vaches laitières et du choix généralisé des géniteurs sur les index laitiers dans chacune de nos principales races. D'ailleurs, si on examine les résultats obtenus outre atlantique (U.S.A.-CANADA) d'où sont venus les principaux progrès en matière de potentiel de production des animaux laitiers, on remarque (MOE, 1981) que le niveau moyen de production des meilleurs troupeaux est passé de 8000 kg/an à 11000 kg/an au cours des 25 dernières années et atteindra vraisemblablement 14000 kg en 2006 !

La course aux performances élevées se justifie par le fait que le besoin d'entretien, qui constitue en quelques sortes un coût fixe, voit sa part relative diminuer dans l'ensemble des besoins. De ce fait, la quantité d'éléments nutritifs à apporter par kg de lait diminue avec l'accroissement du niveau de production (fig. 2) mais plus pour certains éléments que pour d'autres (fig. 3).

Avec cet accroissement du potentiel de production des animaux laitiers, le monde de l'élevage attend, à juste titre, des propositions de systèmes alimentaires adaptés de la part des spécialistes de l'alimentation et de la nutrition ; des réponses ont déjà été apportées, ainsi :

. les modifications des besoins et leurs hiérarchies relatives en fonction du niveau de production sont connues (fig. 3) ;

. des systèmes d'unités d'alimentation plus précis que les anciens (U.F.L. et P.D.I.) ou entièrement nouveaux (U.E.B.) ont été mis au au point. Ils permettent de prévoir avec une plus grande précision la relation quantitative animal-aliment ;

. certains facteurs nutritionnels sont apparus très limitants pour ce type d'animal. Ainsi, l'insuffisance de la protéosynthèse ruminale, pour assurer l'indispensable satisfaction des besoinbs azotés en début de lactation, a justifié le recours à la protection des protéines alimentaires ;

. des systèmes d'alimentation adaptés sont proposés. Ils consistent soit à maximiser l'apport de fourrages de haute qualité nutritive, soit à faire un usage beaucoup plus libéral des aliments concentrés et de sous-produits (JOURNET, 1981) ;

. etc...

Ces quelques exemples pourraient laisser paraître qu'en matière de haute productrice de lait les zootechniciens maitrisent bien l'ensemble du problème grâce aux connaissances acquises par la Recherche. En réalité, il est surprenant de constater que l'on est actuellement incapable de répondre correctement à une question du type :

POURQUOI ET COMMENT BEECHER ARLINDA ELLEN EST-ELLE ARRIVEE A PRODUIRE PLUS DE 25000 KG DE LAIT EN UN AN ALORS QUE CERTAINES DE SES CONTEMPORAINES, DE MEME RACE, N'ATTEIGNENT PAS 10 P.100 DE CE NIVEAU, MEME BIEN NOURRIES ?

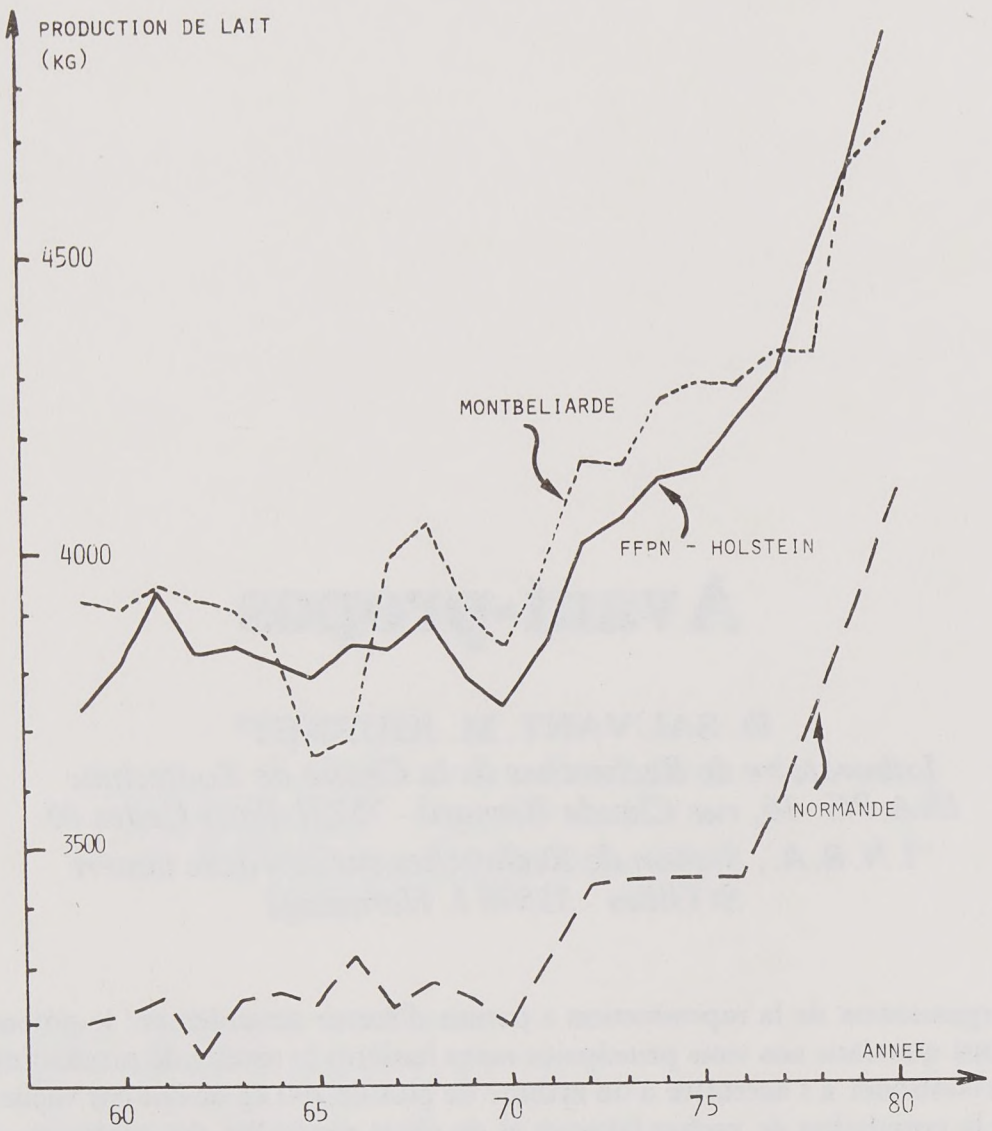


FIG. 1 : Résultats du contrôle laitier des trois principales races laitières françaises

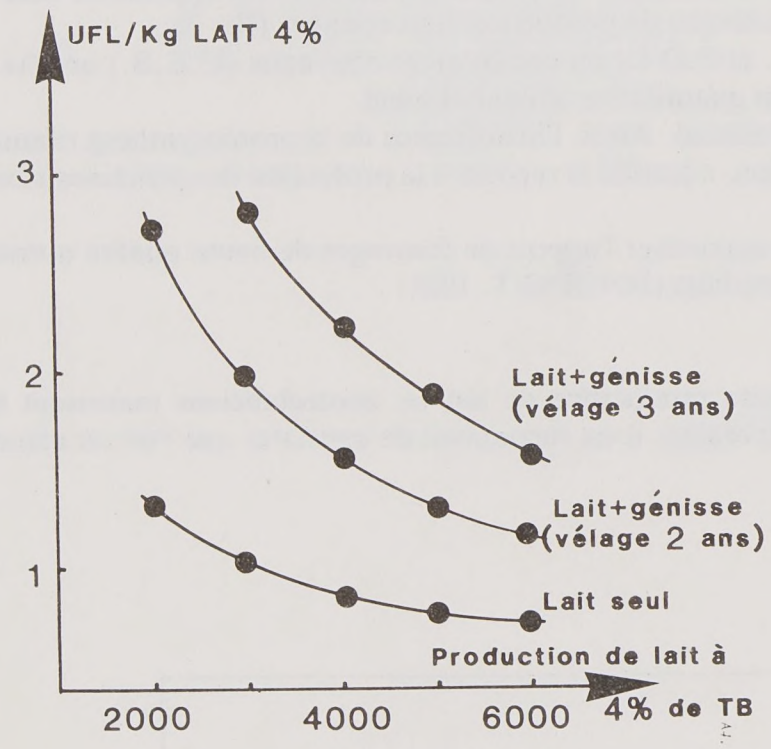


FIG. 2 : Variations du besoin énergétique par kg de lait en fonction du niveau production et de la prise en compte de la croissance (d'après recommandations INRA)

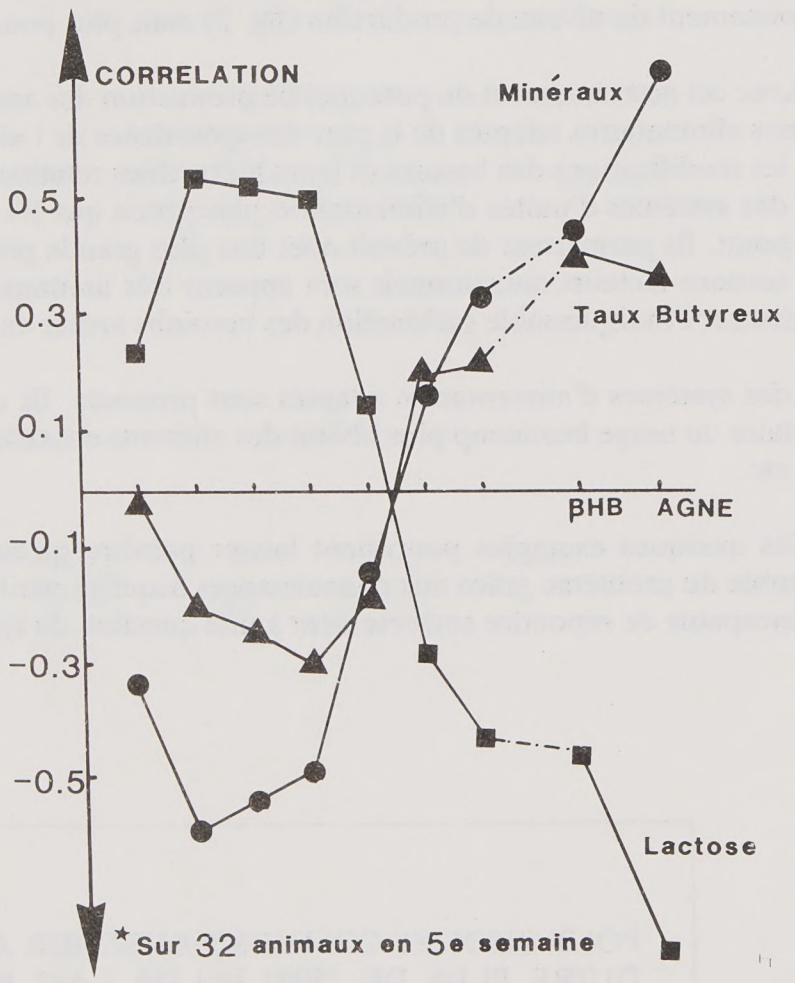


FIG. 3 : Relation entre la lipomobilisation et la composition du lait de la chèvre

Pour l'avenir, il semble indispensable de pouvoir répondre à cette question, posée en ces termes ou bien formulée en sens inverse, pour suggérer une démarche de recherche systématique et de hiérarchisation des facteurs limitants de la production laitière. Cette recherche se complique par le fait que les facteurs limitants de la production de lait changent vraisemblablement au cours de la lactation. Ainsi, au démarrage de la lactation, les facteurs limitants pourraient être la disponibilité en glucose pour tout l'organisme et en quelques acides aminés essentiels pour les synthèses mammaires en raison de l'absence de réserves et d'un apport insuffisant par la ration (faible capacité d'ingestion des vaches). En phase décroissante, ce pourrait être la diminution du nombre de cellules sécrétrices mammaires ou l'apparition d' un nouvel état hormonal induisant l'utilisation des nutriments par d'autres organes que la glande mammaire.

Progresser dans ce domaine suppose des recherches poussées sur les métabolismes et la physiologie de la haute productrice de lait. Ces recherches nous apparaissent comme indispensables car il est probable qu'on ne pourra « suivre » l'élévation des potentiels de production laitière par addition des U.F.L., P.D.I. ... en prolongeant les modèles établis à partir des recherches effectuées avec des animaux à niveau de production plus faible.

L'organisme d'une vache laitière constitue un système sécable en sous-systèmes (organes) associés entre eux par des équilibres endocriniens, des flux de nutriments... Ce système est schématisé dans la figure 4 qui met en évidence les principaux facteurs limitants de la production laitière. C'est l'étude de ces facteurs qui a fait l'objet de la journée du C.A.A.A. (1) du 14 mai 1982.

Nous tenons à remercier tout particulièrement Monsieur Le Professeur H. LE BARS qui a bien voulu nous faire l'honneur de présider ces journées et A. HODEN, Codirecteur de la publication du bulletin dont le dynamisme et les efforts ont permis d'assurer la coordination de cet ensemble de publications.

(1) Cycle approfondi d'alimentation animale, cycle ADEPRINA organisé au Département des Sciences animales de l'I.N.A.P.G.

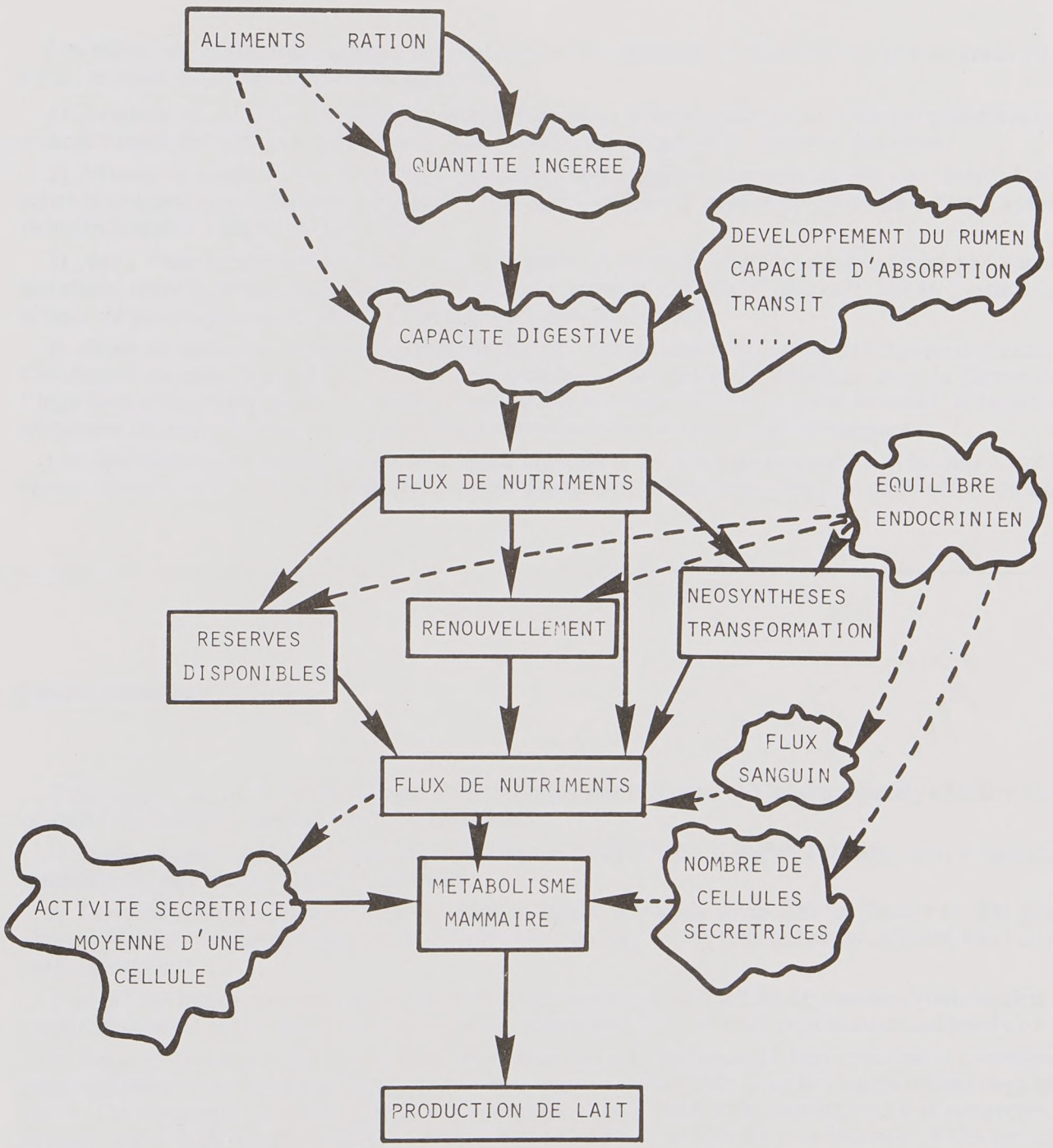


FIG. 4 : Facteurs limitants possibles de la production laitière

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 9-15

Capacité d'ingestion

M. JOURNET

INRA, Station de Recherches sur la Vache laitière
St Gilles - 35590 L'Hermitage

Résumé

Les effets des principaux facteurs de variations, de la capacité d'ingestion tels que le poids vif, le niveau de production, l'âge, le stade de lactation ont été rapportés.

1) Le poids vif : l'accroissement des quantités ingérées avec le poids vif est d'autant plus élevé que les rations ont une forte concentration énergétique, mais il n'est pas modifié par l'âge ou le stade de lactation.

2) Niveau de production : la quantité de matière sèche ingérée s'accroît de 200 (ou moins) à 400 g par kg de lait 4 p.100 selon la composition de la ration (rapport Fourrage/Concentré, qualité du fourrage offert à volonté, niveau d'apport azoté principalement en début de lactation).

3) Age : l'accroissement de matière sèche ingérée (d'environ 5 kg de matière sèche par vache et par jour en début de lactation, entre la 1ère lactation à 2 ans et la 3ème lactation à 3 ans et plus) est due en partie à un effet du poids vif et du niveau de production et en partie à un effet intrinsèque de l'âge.

4) Stade de lactation : l'accroissement de matière sèche ingérée au cours des 2 premiers mois de la lactation est relié à l'évolution du bilan énergétique. Il existe de grandes variations entre animaux dans la forme des courbes d'évolution de l'ingestion et la fréquence des chutes d'ingestion qui se trouve accrue en 3ème semaine de lactation ; celle-ci correspond au minimum du taux de glucose sanguin et au maximum du taux de corps cétoniques.

Les quantités individuelles de matière sèche ingérées à un stade déterminé de la lactation ont pu être prédites avec une erreur (écart-type) de 1,3 kg/vache/jour pour des rations à base d'ensilage de maïs offert *ad libitum.*

Summary

Intake capacity

This paper is a review on the effects of the main factors affecting the intake capacity of dairy cows, i.e. body-weight, level of milk production, age and stage of lactation.

1) Body-weight : the intake increase according to body-weight is higher for diets with a high energy content, but it is not modified by age nor by stage of lactation.

2) Level of milk production : the dry matter intake increases from 200 (or lesser) to 400 g/kg FCM according to the composition of the diet (Forage - concentrate ratio, quality of the forage fed *ad libitum,* level of protein feeding, mainly in early lactation).

3) Age : the increase of dry matter intake in early lactation (about 5 kg dry matter from the first lactation at 2 years to the third lactation) is partly due to effects of body-weight and level of milk production and partly to the intrinsic effect of age.

4) Stage of lactation : the increase of dry matter in early lactation (2 first months) is correlated to the energy balance ; great variations exist between cows as in the frequency of intake falls (2 kg dry matter/cow/day) as it is shown on the intake curve. The frequency of intake falls is high during the third week after calving and it is connected with a low blood glucose content and a high blood content of ketone bodies and it is reduced by an increase in the protein feeding level.

The individual dry matter intake in early lactation can be predicted from body-weight, milk production level and age with a residual error of about 1.3 kg dry matter/cow/day for maize silage diets given *ad libitum.*

L'accroissement du potentiel de production est un des moyens dont dispose l'éleveur pour améliorer l'efficacité de transformation des aliments en lait. On doit l'attribuer à la dilution des besoins improductifs d'entretien qui représentent de ce fait une part de plus en plus faible des besoins totaux. Mais l'accroissement du niveau de production s'accompagne nécessairement de l'accroissement des besoins en énergie, azote, minéraux qui ne seront couverts que si la capacité d'ingestion des vaches augmente au même rythme ; ce qui n'est pas le cas. A titre d'exemple, entre 20 et 40 kg de lait 4 p.100, les besoins en énergie et en azote augmentent de 70 p.100 alors que la capacité d'ingestion en matière sèche ne s'accroît que de 30 p.100. Cette divergence nécessite de faire appel au volant des réserves corporelles avec les risques que présente une mobilisation excessive de ces dernières. On entrevoit ainsi les problèmes posés par les vaches à haut potentiel (V.H.P.) et le besoin de mieux connaître les facteurs qui limitent leur capacité d'ingestion aux périodes les plus critiques.

I.- Facteurs de variation de la capacité d'ingestion : format et niveau de production

Lorsque les vaches reçoivent des rations de nature très variée, les caractéristiques de la ration influent presque tout autant que les caractéristiques individuelles (poids vif, niveau de production, âge) sur les quantités totales de matière sèche ingérées ; et elles influent de 3 à 4 fois plus sur les quantités ingérées des fourrages offerts *ad libitum* lorsque la complémentation est adaptée au type de ration de base. En revanche, avec une même ration par ailleurs très ingestible, les caractéristiques de poids et de production des vaches peuvent rendre compte de plus de 50 p.100 des différences de quantités de matière sèche ingérées entre animaux (tabl. 1). Les vaches à haut potentiel dont le format est également accru ont ainsi la possibilité de régler partiellement leur ingestion sur leurs besoins totaux d'entretien et de production. Le tableau 2 illustre les différences de capacité d'ingestion entre vaches moyennes et fortes productrices recevant des rations à base d'ensilage de maïs.

Les effets séparés de poids vif et de la production laitière ont pu être quantifiées de façon suivante :

- poids vif

Avec des rations constituées de fourrages de qualité moyenne (foin et ensilage d'herbe) la capacité d'ingestion a augmenté d'environ 0,8 kg de matière sèche par 100 kg de poids vif. En revanche avec des rations plus ingestibles l'accroissement moyen est supérieur à 1,5 kg (tabl. 1 et 3). Il en résulte pratiquement que les vaches de grand format valorisent mieux les fourrages de bonne qualité que celles de petit format puisqu'elles peuvent produire une quantité de lait plus élevée par la ration de base (d'environ 2 kg de lait pour une différence de 100 kg de poids vif avec des rations à base d'ensilage de maïs à stade avancé de maturité, après déduction des besoins d'entretien supplémentaire).

- niveau de production

En régime hivernal avec une alimentation *ad libitum* en fourrage et une complémentation normale en aliments concentrés, la quantité de matière sèche totale ingérée s'est accrue selon les auteurs de 200 à 400 g par kg de lait 4 p.100 (280 à 300 g en moyenne). Dans ces conditions, la quantité de fourrage ingérée reste pratiquement constante. En cas de limitation des quantités d'aliment concentré à un niveau presque constant (quel que soit le niveau de production) la quantité de fourrage ingérée augmente avec ce dernier et d'autant plus que les fourrages sont de meilleure qualité.

TABLEAU 1

Relations entre les variations individuelles de l'ingestion et les caractéristiques des vaches laitières
Variations in intake between individual cows related to their characteristics

	Valeurs extrêmes d'ingestion Extreme values—intake		Coefficient de régression Regression coefficients		% de variation expliqué % variation explained		Variation résiduelle residual
	kg MS kg DM	kg MS/ 100 kg PV kg DM/ 100 kg LW	poids vif live weight	lait 4 % milk (4 % fat)	analyse complète complete analysis	intralot within treatments	kg MS kg DM
Ration totale*							
essai 1	14·9—22·7	2·52—3·52	2·38	0·123	·48		1·58
essai 2	11·0—22·0	2·36—3·46	2·26	0·237	77		1·27
essai 3	12·9—24·5	2·51—4·02	1·21	0·261	·55		1·39
Fourrage†							
essai 1	11·5—17·4	1·71—2·61	1·67	—0·160	·67	·59	1·15
essai 2	9·6—18·3	1·83—2·85	2·40	0·010	·76	53	1·28
essai 3	7·7—19·0	1·40—3·12	1·14	0·078	·64	·27	1·59

RT: ration totale (kg MS) / total ration (kg DM) — F: fourrages (kg MS) / forage (kg DM) — PV: poids vif (100 kg) / live weight (100 kg) — L: lait 4 % (kg) / kg milk (4 % fat)

* RT = a PV + b L + c

† F = a PV + b L + c lot + d

VERITE *et al.*, 1979

TABLEAU 2

Effet du niveau de production sur l'ingestion et les phénomènes de substitution (moyenne des 3 essais)

Effect of level of production on intake of forage and concentrate DM, and on substitution rates (mean 3 trials)

	Moyennes productrices* Cows of average production		Fortes productrices* High-yielding cows	
Lait 4 %† kg Milk (4 % fat)	21·7		29·2	
Poids vif† kg Live weight	577		610	
Niveau de concentré Level of concentrate	M	H	M	H
Nombre de vaches No. of cows	22	23	21	21
Quantités ingérées Intake (kg MS/100 kg PV) (kg DM/100 kg LW)				
fourrages forage	2·46	1·98	2·38	2·01
concentrés concentrate	0·44	0·96	0·77	1·14
total total	2·90	2·94	3·15	3·15
Taux de substitution Substitution rate	0·92		1·00	

* Limite de classes: production de 25 kg de lait 4 % au cours de la période expérimentale
Class limits: production of 25 kg milk (4 % fat content) over experimental period

† Moyenne de la période expérimentale
Mean for experimental period

VERITE *et al.*, 1979

Dans une étude sur 43 vaches produisant 30 kg de lait en moyenne au maximum de production et recevant de l'ensilage de maïs à 33 p.100 de matière sèche et un maximum de 5,5 kg de matière sèche de concentré en 5e et 6e semaines de lactation, l'accroissement de la quantité de matière sèche de fourrage ingérée a été en moyenne de 170 g par kg de lait 4 p.100 sur les 8 premières semaines de la lactation. Un tel accroissement est cependant insuffisant pour permettre aux VHP de couvrir leurs besoins énergétiques et d'extérioriser leur potentiel de production. Les vaches d'un potentiel de 36 kg de lait ont réduit de 6 kg leur production maximale. A l'échelle d'une lactation entière, un tel rationnement a cependant permis de produire des quantités élevées de lait avec une faible quantité de concentré (6 740 kg de lait en 300 jours avec 830 kg de matière sèche de concentré pour le lot des plus fortes productrices) (tabl. 4).

Au pâturage avec une herbe jeune offerte en abondance et de digestibilité élevée supérieure à 75 p.100 pour la matière organique, les quantités de matière organique digestible (MOD) ingérées s'accroissent selon les auteurs de 200 à 300 g par kg de lait 4 p.100. D'après les mesures effectuées par CURRAN et HOLMES sur 72 vaches en mesure de consommation individuelle pâturant une herbe estimée à 0,95 UFL/kg MS, l'accroissement de la quantité d'herbe ingérée par kg de lait 4 p.100 a correspondu à 0,3 UFL (200 g MOD) ce qui équivaut à 70 p.100 des besoins énergétiques supplémentaires. HART, en Hollande, en comparant la consommation d'herbe de lots de vaches de différent niveau de production (par la méthode de fauche avant et après passage des animaux) a obtenu des accroissements plus élevés de 300 g de MOD par kg de lait 4 p.100. Ces résultats semblent montrer la possibilité de conduire au pâturage des VHP (adultes et en milieu de lactation) sans distribution trop libérale d'aliments concentrés. On dispose cependant encore de trop peu de données au pâturage permettant d'extrapoler ces augmentations de consommation d'herbe en fonction du niveau de production des vaches à niveau élevé de production (entre 30 et 40 kg de lait).

- équations de prédiction des quantités ingérées

Différentes équations de prédiction des quantités ingérées (Q) ont été établies pour la ration totale en fonction du poids

TABLEAU 3

Effets de quelques facteurs sur le niveau d'ingestion (kg MS) des vaches laitières (n = 96) au début de la lactation (1er et 2ème mois)

Effects of some factors on the level of intake (kg DM) of dairy cows (n = 96) at the beginning of the lactation (1st and 2d months)

		Effectif *Number*	Age au vêlage (mois) *Age at calving (month)*	Ration de base *basal ration*		Ration totale *Total ration*	
				1er mois *1st month*	2° mois *2d month*	1er mois *1st month*	2° mois *2d month*
REGIME *DIET*	Ensilage d'herbe - *Grass silage*	29		- 1,82	- 2,36	- 1,05	- 1,42
	Ensilage de maïs) 26 p.100 grain	23		+ 0,17	+ 0,32	0,00	+ 0,23
	Maize silage) 45 p.100 grain	44		+ 1,64	+ 2,04	+ 1,05	+ 1,20
RANG DE LACTATION	⩾ 3 ans - ⩾ *3 years*	30	68,9 ± 19,5	+ 1,58	+ 1,96	+ 1,79	+ 1,16
AGE	Vêlage à 3 ans - *Calving at 3 years*	17	35,2 ± 1,4	- 0,47	- 0,84	- 0,64	- 0,58
	Vêlage à 2 ans - *Calving at 2 years*	49	24,0 ± 1,2	- 1,12	- 1,12	- 1,15	- 0,58
Poids vif (pour 100 kg)-*Live weight (for 100 kg)*				0,92	1,29	1,09	1,40
Production laitière (pour 1kg 4 %) *Milk production (for 1kg FCM)*				NS	- 0,10	NS	0,16
Variance expliquée (p.100) *Variation explained (p.100)*				78,2	82,1	76,8	88,9
Ecart-type résiduel (kg MS) - *Residual (kg DM)*				1,40	1,34	1,40	1,15

(TROCCON, RULQUIN et JOURNET, 1979)

TABLEAU 4

Essai (1) de valorisation maximum de fourrages de qualité (maïs récoltés à un stade avancé de maturité) par des vaches laitières à assez haut potentiel - 11 vaches multipares par lot

Maximum use of good quality forages (mature maize silage) by high enough producting cows (1) - 11 adult cows by lot

	Classes de niveaux de production *Classes of production levels*	1	2	3
	Lait 4 p.100 (kg/j) *FCM (Kg/d)*	5 865	6 330	6 740
en 300 jours *in 300 days*	Concentré (kg MS) *Concentrate (kg DM)*	594	707	832
	Ensilage de maïs (T MS) (+ pulpe en été) *Maize silage (T DM) (+ beet pulpe in summer)*	3,0	3,0	3,1
	Nombre de jours de pâturage *Grazing days*	99	99	99
	Nombre d'inséminations pour obtenir une fécondation *Conception rate*	2,0	2,0	1,9
	Vaches non fécondées *non pregnant cows*	0	1	0

(1) Les besoins azotés des vaches ont été couverts dès le vêlage et le schéma de distribution de l'aliment concentré a été identique pour toutes les vaches (maximum de 5 kg MS de concentré au pic de production).

Protein needs were covered soon after calving and the schema of concentrate feeding was the same for all the cows (maximum of 5 kg DM of concentrate per cow at peak yield).

(JOURNET, 1981)

vif et du niveau de production (et parfois du gain de poids vif), et pour la ration de fourrage en tenant compte de la quantité de concentré consommée. Citons parmi celles qui ont été obtenues avec les effectifs les plus élevés :

a) 242 vaches Frisonnes et Normandes au 2e mois de lactation recevant une ration de foin + ensilage d'herbe + 20 kg de betteraves (JOURNET *et al.*, 1965)

$$Q = 0{,}280\ X_1 + 0{,}789\ X_2 + 6{,}43$$

(kg MS)

X_1 = lait 4 p.100 (kg)
X_2 = poids vif (100 kg)

b) 60 vaches Holstein recevant une ration de base constituée de 3/4 foin de luzerne (*ad lib.*), 1/4 ensilage de maïs (limité) (JOHNSON)

$$Q = 3{,}65 + 0{,}372\ X_1 + 1{,}52\ X_2 + 2{,}13\ X_3 - 1{,}83\ X_4 + 2{,}13\ X_5$$

(kg MS/vache/lactation 305 jours)

X_1 = poids vif (kg) (moyenne = 618 kg)
X_2 = lait 4 p.100 en 305 jours (moyenne = 6486 kg)
X_3 = gain poids vif durant la lactation
X_4 = quantité aliment concentré en 305 jours
X_5 = âge en mois au vêlage

Avec des rations à base d'ensilage de maïs, d'autres équations ont permis de prédire les quantités ingérées par vache avec un écart type résiduel de 1,2 à 1,6 kg de matière sèche (VERITE *et al.*, tabl. 1) (TROCCON *et al.*, tabl. 3).

II.- Principales périodes critiques de la lactation et de la vie de l'animal

- le début de la lactation

La faible capacité d'ingestion des vaches immédiatement après le vêlage est la principale cause de l'état de sous-nutrition énergétique, azotée et minérale. Avec l'augmentation du potentiel laitier des vaches, la capacité d'ingestion augmente plus faiblement que les besoins, le déficit nutritionnel va en croissant et consécutivement la perte de poids vif. Il importe donc de connaître les moyens d'accroître la capacité d'ingestion des vaches en vue de réduire l'importance et la durée du déficit alimentaire.

Les principales caractéristiques de l'ingestion en début de lactation sont les suivantes :

a) l'ingestion est faible les premières semaines quel que soit le niveau de production. Celui-ci n'a pas eu d'effet significatif sur l'ingestion de matière sèche durant le premier mois de lactation chez des vaches en déficit azoté (TROCCON *et al.*, tabl. 3). Par contre, l'ingestion de matière sèche au cours des 2 premières semaines s'est accrue de plus de 300 g par kg de lait 4 p.100 lorsque les besoins azotés ont été couverts dès le vêlage (COULON, 1981) ;

b) l'ingestion varie avec l'ingestibilité de la ration : les niveaux extrêmes peuvent varier de 8 à près de 13 kg de matière sèche en première semaine de lactation pour des vaches de 600 kg ;

c) l'ingestion dépend assez étroitement du poids vif des animaux, les liaisons entre poids vif et quantité de matière sèche ingérée ne semblant pas dépendre du stade de lactation. Ce qui montre l'importance du format chez les VHP ;

d) les variations individuelles du niveau d'ingestion sont très importantes les premiers jours de la lactation (coefficient de variation (CV) de 20 p.100) et elles vont en diminuant jusqu'en 6e et 7e semaines, CV = 10 p.100) (COULON, 1981) ;

e) l'ingestion s'accroît après le vêlage tant que les vaches sont en bilan négatif et en conséquence d'autant plus longtemps que les rations sont moins ingestibles (et énergétiques) et que les vaches sont plus fortes productrices ;

f) l'ingestion s'accroît de façon plus ou moins rapide (courbes de type linéaire ou logarithmique) et plus ou moins régulière (périodes d'accroissement rapide suivies de chutes d'ingestion), selon les animaux et l'état nutritionnel (fig. 1 et 2) ;

g) les chutes importantes d'ingestion (>2 kg MS) sont les plus fréquentes vers la 3e semaine de lactation (fig. 3) au moment où le taux de glucose sanguin est minimum et le taux d'acétone maximum (fig. 4). Elles ne correspondent pas avec la

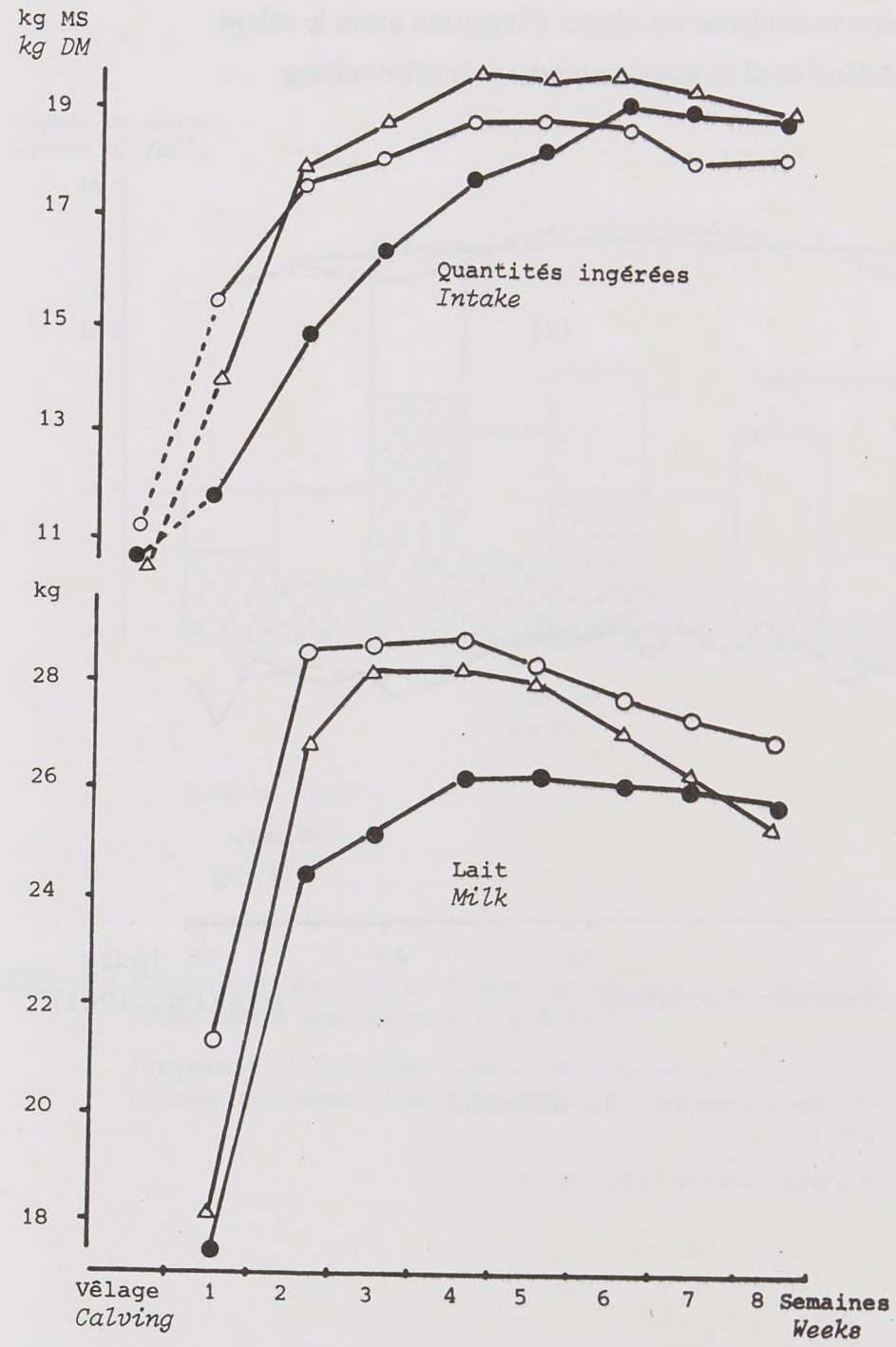


FIG. 1 : Trois types de courbes d'ingestion (1) après le vêlage et courbes de productions laitières correspondantes

Three types of curves for the cow intake (1) after calving and the corresponding milk production curves

période de mobilisation maximale (immédiatement après le vêlage) des lipides corporels.

La fréquence des chutes d'ingestion est diminuée par l'amélioration de la nutrition azotée après le vêlage qui permet un accroissement plus rapide (de type logarithmique) et plus important de l'ingestion.

En conclusion, pour extérioriser le potentiel laitier des VHP en début de lactation, il convient d'obtenir un niveau élevé et un accroissement rapide de l'ingestion au cours des 2 premières semaines de lactation. Ceci nécessite pour le moins de distribuer des rations très ingestibles et de réaliser une bonne alimentation azotée à la fois des microorganismes du rumen (N fermentescible) et de l'animal (au niveau d'apport protéique et équilibré des acides aminés) (JOURNET *et al.*, 1983).

- la première lactation en vêlage précoce

L'accroissement du potentiel génétique des troupeaux laitiers se caractérise par une production élevée dès la première lactation mais aussi par une plus grande précocité et une réduction du format au premier vêlage. Il en résulte un déficit nutritonnel accru d'autant plus les réserves corporelles des primipares sont faibles et qu'elles doivent réaliser une croissance importante en première lactation (70à 80 kg pour un vêlage à 2 ans). Ces déficits sont encore accrus par la faible capacité d'ingestion des primipares.

L'étude de la capacité d'ingestion de vaches Pie Noires (Frisonne × Holstein) en fonction du rang de lactation, a permis de tirer les conclusions suivantes (tabl. 5) :

a) les primipares vêlant à 2 ans ont une capacité d'ingestion inférieure de :

- 1,4 à 1,6 kg MS aux primipares vêlant à 3 ans
- 2,4 à 2,5 kg MS aux vaches en 2e lactation ayant vêlé à 2 ans

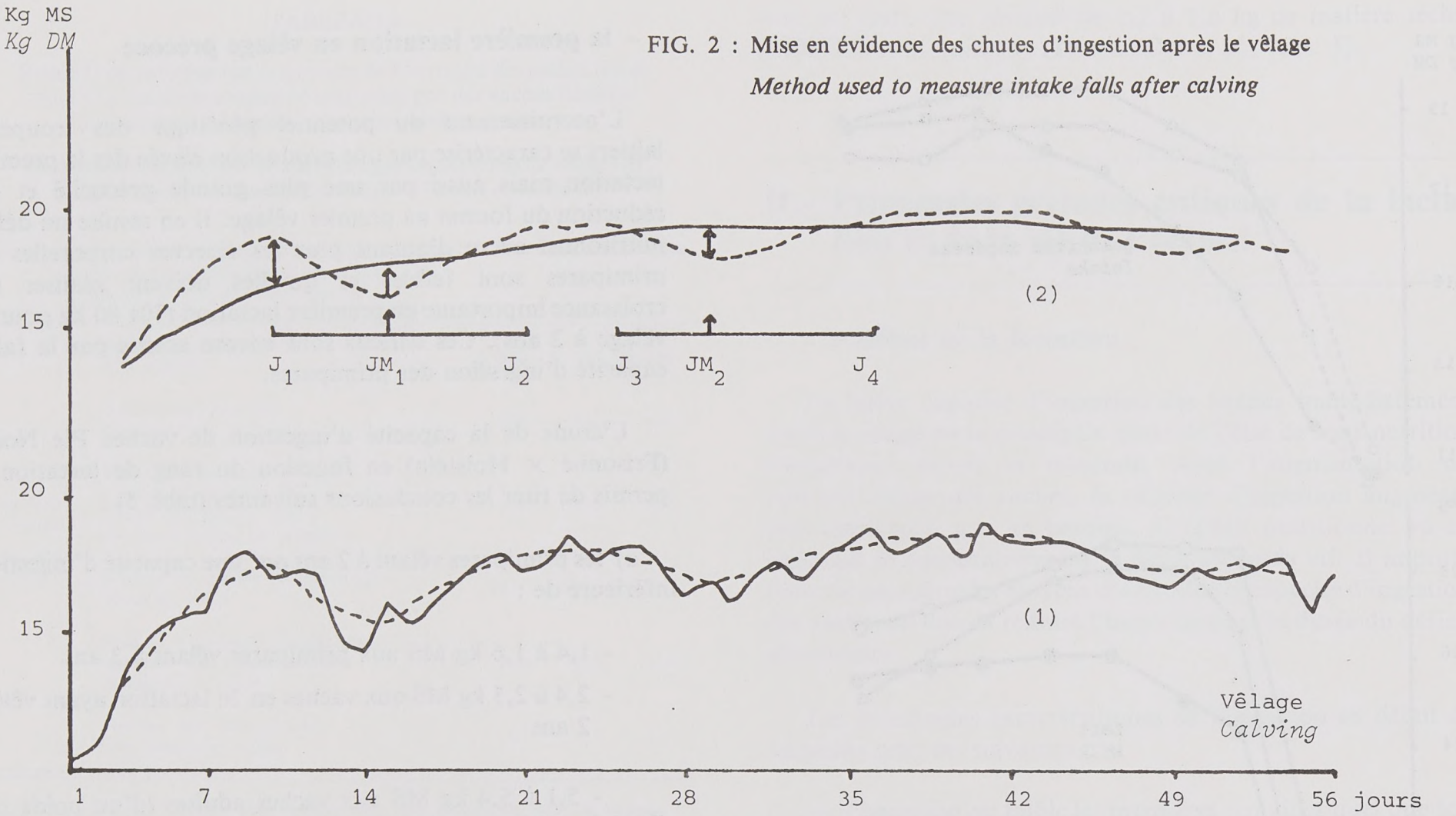
- 5,1 à 5,4 kg MS aux vaches adultes (d'un poids plus élevé de 140 kg), la différences d'ingestion étant due pour une part presque égale au poids vif, au niveau de production et à l'effet propre de l'âge.

b) la capacité d'ingestion des vaches primipares vêlant à 2 ans augmente assez fortement avec le poids vif de plus de 1,5 kg de matière sèche par 100 kg de poids vif avec des rations très ingestibles (ensilage de maïs) mais en revanche elle augmente très peu avec le niveau de production laitière.

En conséquence, il sera très difficile d'assurer la couverture des besoins énergétiques des vaches primipares à potentiel élevé de production et d'autant plus qu'elles auront un format réduit. Elles nécessiteront donc des rations à proportion plus forte d'aliment concentré. Pour tenter d'y remédier les objectifs de croissance en période d'élevage devront donc conduire à des génisses d'un poids vif assez élevé, capables d'ingérer des quantités plus élevées de fourrage après le vêlage. L'accroissement important de la capacité d'ingestion au cours de la première lactation leur permettra de réaliser un croît suffisant à condition que la ration soit de bonne qualité.

En conclusion, il apparaît que la faible capacité d'ingestion des vaches laitières à la phase la plus critique du tout début de la lactation et plus encore les anomalies dans l'évolution de l'ingestion à cette période constituent les principaux facteurs limitants de la production des vaches à haut potentiel. Les déficits nutritionnels et les accidents pathologiques d'origine métabolique (acétonémie) sont à l'origine de cette diminution de la production. La stimulation de la digestion dans le rumen (augmentation du pH, apport d'azote fermentescible... permettent d'accroître l'ingestibilité de la ration. Mais il importe avant tout de stimuler la capacité d'ingestion des vaches. Différentes voies doivent être prospectées : métaboliques (apport des nutriments les plus limitants, acides aminés, substances glucoformatrices), mais aussi hormonales et pharmacologiques, sans oublier la voie génétique permettant de sélectionner des vaches à forte capacité d'ingestion, ce qui peut déjà être obtenu par l'accroissement du format.

FIG. 2 : Mise en évidence des chutes d'ingestion après le vêlage
Method used to measure intake falls after calving



(1) Lissage d'une courbe d'évolution journalière des quantités ingérées (COULON, 1981)
Smoothing of a curve of daily intake evolution

(2) Comparaison d'une courbe lissée individuelle à la courbe moyenne (43 animaux)
Caractérisation de deux chutes d'ingestion (JM_1 et JM_2)
Comparison between a smooth curve (for 1 cow) to the mean curve (43 cows)
Example of 2 intake falls.

TABLEAU 5

Capacités d'ingestion des vaches laitières selon le rang de lactation et l'âge au 1er et 2ème vêlage

Intake capacity of dairy cows, effect of the lactation number and age at first and second calving

Analyse *Analysis*	Rang de lactation *Lactation number*	Age au vêlage (mois) *Age at calving (month)*	Mois de lactation *Month of lactation*	Poids vif (kg) *Live weight (kg)*	Lait 4 p.100 (kg) *FCM (kg)*	Ration de base (kg MS) *Basal ration (kg DM)*		Ration totale (kg MS) *Total ration (kg DM)*		Concentré (p.100) *Concentrate (p.100)*	Ration de base p.100 PV *Basal ration p.100 LW*	Ration totale p.100 PV *Total ration p.100 LW*
	⩾ 3	68,9±19,5	1	619	28,5	11,8		15,8		25	1,90	2,55
			2	607	29,9		12,5		18,8	34	2,06	3,10
1	1	35,2± 1,4	1	557	19,9	9,2		12,7		28	1,64	2,28
			2	549	20,7		9,8		14,8	33	1,79	2,69
	1	24,0± 1,2	1	466	18,2	7,7		11,2		32	1,64	2,40
			2	464	19,6		8,6		13,4	36	1,84	2,89
	⩾ 3	66,9±18,9	1	610	27,3	12,9		16,5		22	2,11	2,71
			2	604	28,3		14,0		19,3	28	2,31	3,20
	2	45,9± 1,6	1	567	26,5	12,0		15,7		24	2,12	2,77
			2	559	27,8		12,7		18,4	31	2,27	3,29
2	2	35,4± 1,0	1	526	21,9	12,1		15,4		22	2,29	2,93
			2	522	23,2		12,5		16,8	26	2,39	3,23
	1	35,8± 1,0	1	551	20,0	10,5		13,8		24	1,90	2,50
			2	551	21,5		11,3		15,8	29	2,05	2,87
	1	24,1± 1,2	1	466	19,0	8,4		11,6		28	1,79	2,49
			2	464	20,9		9,4		14,2	34	2,02	3,06

(TROCCON, RULQUIN et JOURNET, 1979)

FIG. 3 : Répartition des chutes d'ingestion en début de lactation (dont chutes supérieures à 2 kg MS ••)

Frequency of falls feed cows at the beginning of lactation (intake falls higher than 2 kg DM••)

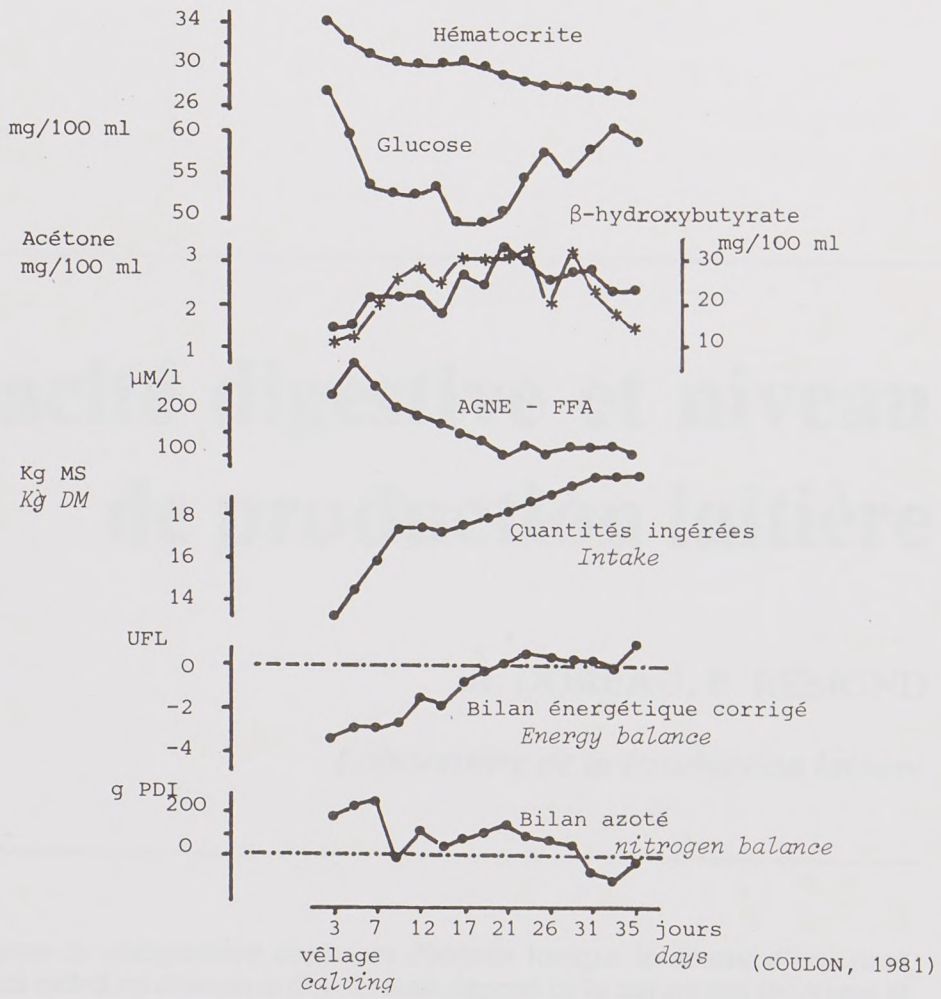


FIG. 4 : Evolution au cours des 35 premiers jours de lactation de l'hématocrite et de la concentration plasmatique de quelques paramètres sanguins ; comparaison avec l'évolution des quantités ingérées et des bilans énergétiques et azote (13 vaches)

Evolution during 35 days after calving of some blood parameters in relation with the energy and protein balances (13 cows)

Références bibliographiques

COULON J.B., 1981. *Capacité d'ingestion des vaches laitières au début de la lactation.* Thèse de Docteur Ingénieur - ENSA Montpellier.

CURRAN M.K., HOLMES W., 1970. Prediction of the voluntary intake of food by dairy cows. 2. Lactating grazing cows. *Anim. Prod.*, **12**, 213-224.

HART., 1979. Communication personnelle.

JOHNSON W.L., TRIMBERGER G.W., WRIGHT M.J., VANVLECK L.D., HENDERSON C.R., 1966. Voluntary intake of forage by holstein cows as influenced by lactation, gestation, body weightand frequency of feeding. *J. Dairy Sci.*, **49**, 856-864.

JOURNET M., 1981. Les contraintes alimentaires des vaches à haut potentiel de production. In : *La production laitière française* - Evolution récente perspectives. Ed. INRA publ. Route de St Cyr 78000 Versailles.

JOURNET M., FAVERDIN P., REMOND B., VERITE R., 1983. Niveau et qualité des apports azotés en début de lactation. *Bull. tech. CRZV Theix, INRA,* **51**, 7-17.

JOURNET M., POUTOUS M., CALOMITI S., 1965. Appétit de la vache laitière. I. Variations individuelles des quantités ingérées. *Ann. Zootech.*, **14**, 5-37.

TROCCON J.L., RULQUIN H., JOURNET M., 1979. Capacité d'ingestion comparée des vaches primipares et multipares. *Bull. tech. CRZV Theix, INRA,* **36**, 43-48.

VERITE R., JOURNET M., REMOND B., 1980. Energy supplementation of maize silage rations for dairy cows. In : Production and utilization of the maize crops. Bunting ES (Editor) *Euromaïs,* **79**, 307-316.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 17-26

Capacité digestive et niveau de production laitière

M. DOREAU, B. REMOND

Laboratoire de la Production laitière

Résumé

Il est clairement établi que la digestibilité d'un régime de composition constante diminue lorsque le niveau d'ingestion augmente. Cet effet est plus important pour des régimes riches en concentré (fig. 2) mais dépend de la nature des fourrages et des concentrés (fig. 3). Ainsi la digestibilité des régimes riches en maïs est particulièrement réduite pour des niveaux d'ingestion élevés (tabl. 2). Cette chute de digestibilité est partiellement compensée par un accroissement du rapport énergie métabolisable/énergie digestible.

L'effet propre du niveau ou du potentiel de production laitière sur la digestibilité du régime a rarement été étudié. Les résultats sont variables et ne permettent pas de conclure que les vaches forte sproductrices qui ont la plus grande capacité d'ingestion ont aussi la plus grande capacité de digestion.

La digestibilité dépend enfin du stade physiologique : en période sèche, elle est plus faible pour des vaches gestantes que pour des vaches non gestantes. Elle est surtout plus faible en début de lactation qu'en fin de gestation (fig. 4 et 5). Cet effet est plus prononcé lorsque le niveau azoté de la ration est faible (fig. 6).

Summary

Digestive capacity and level of milk production

It has been clearly shown that the digestibility of a diet of constant composition decreases when the level of intake increases. This effect is greater with diets rich in concentrates (fig. 2) but depends on the nature of forages and concentrates (fig. 3) ; for example the digestibility of diets rich in corn is particularly reduced for high levels of intake (tabl. 2). This fall in digestibility is partially compensated by an increase in the metabolizable energy : digestible energy ratio.

The own effect of the level, or potential, of milk production on the digestibility of the diet has seldom been studied. Results are varied and do not allow to conclude that cows which have the greater capacity of intake have also the greater capacity of digestion.

The digestibility depends on the physiological stage : it is lesser for cows during pregnancy than for dry cows, and chiefly lesser in early lactation than in late pregnancy (fig. 4 and 5). This effect is enhanced when the nitrogen level of the diet is low (fig. 6).

L'alimentation de la vache laitière haute productrice se caractérise par une proportion de concentré, notamment au début de la lactation, et un niveau d'ingestion plus élevés que celle de vaches à niveau de production modéré. L'accroissement du pourcentage de concentré dans la ration, s'il permet de maximiser les quantités ingérées, se traduit rarement par une forte augmentation de digestibilité, dans la mesure où le fourrage est de bonne qualité, comme un ensilage de maïs (TYRRELL et MOE, 1972 ; SUDWEEKS, 1977). A même pourcentage de concentré, l'augmentation du niveau d'ingestion entraîne généralement une chute de digestibilité de la ration (revues de EKERN, 1972 et TYRELL et MOE, 1975). Aussi il arrive que l'accroissement combiné du pourcentage de concentré et du niveau alimentaire ne se traduise pas par une amélioration de la digestibilité (WAGNER et LOOSLI, 1967 ; fig. 1). L'effet de ces deux facteurs est suffisamment important pour devoir être pris en compte dans les estimations des apports énergétiques (VERMOREL, 1978 ; tabl. 1).

Dans cette revue nous préciserons d'abord les conséquences de variations du niveau alimentaire sur la digestion d'animaux dont la capacité de production est constante ou comparable, en fonction des caractéristiques de la ration. Puis nous étudierons les effets du niveau d'alimentation lorsque sa variation accompagne celle du potentiel de production. Enfin, nous tenterons de cerner l'influence du stade physiologique, en particulier les modifications susceptibles d'intervenir aux environs du vêlage.

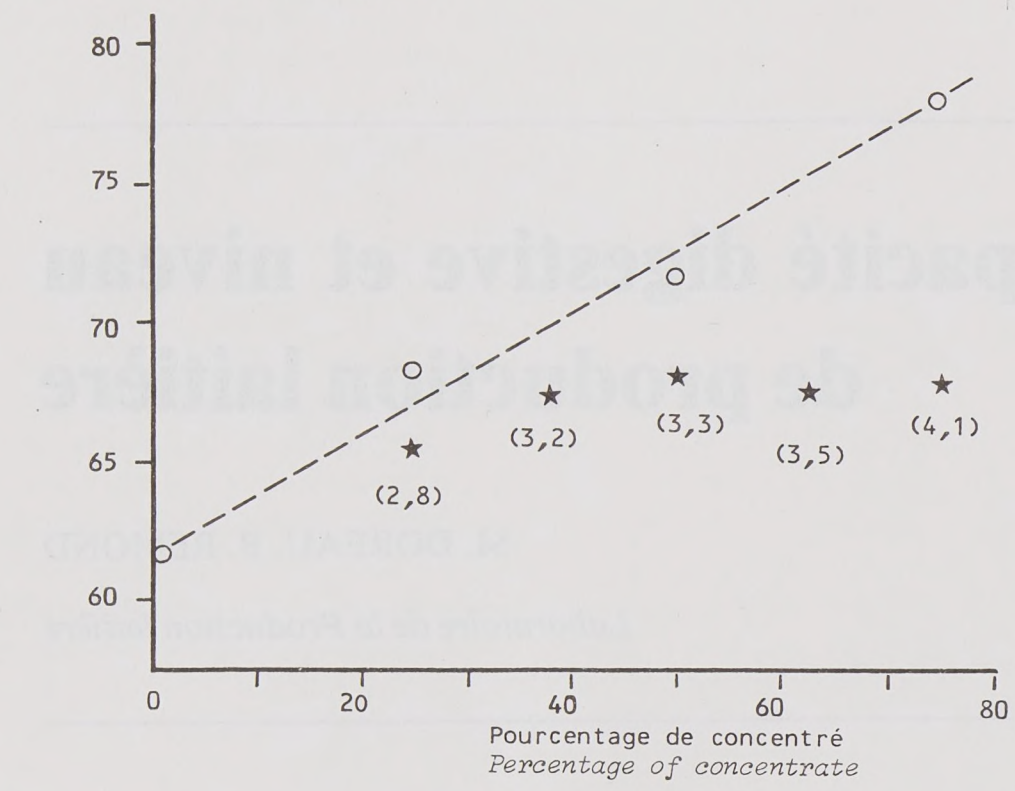


FIG.1 : Influences combinées du niveau alimentaire et du pourcentage de concentré sur l'utilisation digestive d'une ration à base de foin (WAGNER et LOOSLI, 1967 d'après TYRRELL et MOE, 1975)

Mixed influences of feeding level and concentrate percentage on digestive value of a hay-based diet (WAGNER and LOOSLI, 1967, in TYRRELL and MOE, 1975)

○: Niveau alimentaire 1 — *Feeding level 1*

★: Niveau de production (le niveau alimentaire figure entre parenthèses)
Intake level of production (feeding level is in parenthesis)

TABLEAU 1

Influence du pourcentage de concentré et du niveau alimentaire sur la diminution de la teneur en énergie métabolisable des rations (VERMOREL, 1978)

Influence of percentage of concentrate and feeding level on decrease of metabolizable energy content of diets (VERMOREL, 1978)

	% de concentré *% of concentrate*		
	20	40	60
INTERACTION FOURRAGE-CONCENTRE *FORAGE-CONCENTRATE INTERACTION*			
. Fourrage bonne qualité *Good quality forage*	1 %	2.5 %	4 %
. Fourrage qualité ordinaire *Medium quality forage*	2 %	4 %	6 %
AUGMENTATION D'UNE UNITE DE NIVEAU ALIMENTAIRE *INCREASE OF 1 UNIT OF FEEDING LEVEL*	0.5 %	1 %	1.5 %

I. Effets du niveau alimentaire

1°) Action générale sur la digestion

Lorsque les quantités ingérées augmentent sans que la composition de la ration varie, la digestibilité de la ration diminue. La cause principale est la réduction du temps de séjour des particules alimentaires dans le rumen, et donc de la digestion dans le rumen. La compilation par TYRRELL et MOE (1975) des nombreux essais réalisés sur vaches laitières met en évidence des chutes de digestibilité comprises entre 0 et 9 points pour l'augmentation d'une unité du niveau alimentaire *. Ils observent en outre que la décroissance de digestibilité, sur régime à base de foin, est linéaire entre les niveaux d'alimentation 1 et 5. En règle générale, la diminution de digestibilité d'une ration de composition fixe porte surtout sur les parois, même lorsqu'elles sont digestibles (BERGE, 1982), et d'une façon plus modérée sur l'amidon (TYRRELL et MOE, 1974).

La composition du mélange d'acides gras volatils formés dans le rumen semble en revanche peu modifiée. La chute de digestion dans le rumen est partiellement compensée par un accroissement de la digestion dans l'intestin grêle, qui affecte donc essentiellement les glucides non pariétaux. Il apparaît ainsi qu'une fraction plus importante de l'amidon sera absorbée sous forme de glucose, qui a un meilleur rendement d'utilisation métabolique que le propionate. La digestion dans le gros intestin semble très limitée, probablement en raison d'un transit accéléré lorsque le niveau d'ingestion est élevé (GROVUM et HECKER, 1973).

La principale conséquence de la diminution du temps de séjour dans le rumen sur la digestion de l'azote est l'augmentation de la fraction de l'azote alimentaire non dégradée dans le rumen (TAMMINGA *et al.*, 1979) et donc de la part de protéines d'origine alimentaire dans les protéines absorbées. Ceci a conduit JOURNET et VERITE (1979) à introduire le niveau alimentaire dans les équations de prédiction de la quantité d'azote arrivant dans l'intestin grêle. Il n'est cependant pas à exclure que l'accroissement probable de la vitesse de renouvellement de la microflore lorsque le niveau alimentaire augmente conduise à une augmentation des synthèses de protéines microbiennes.

2°) Influence du pourcentage de concentré

En règle générale, quand le niveau d'alimentation augmente, la digestibilité diminue d'autant plus que le pourcentage de concentré est plus élevé. C'est ce qu'illustrent les résultats de WAGNER et LOOSLI (1967) obtenus avec des rations à base de foin distribuées à des vaches laitières (fig. 2) : la diminution de digestibilité de l'énergie par unité de niveau alimentaire passe de 1,2 à 4,3 points lorsque le pourcentage de concentré varie de 25 à 75 p.100 dans la ration.

3°) Influence de l'apport azoté

L'effet positif d'un niveau azoté élevé qui compenserait

* Une unité de niveau alimentaire correspond à la couverture des besoins énergétiques d'entretien.

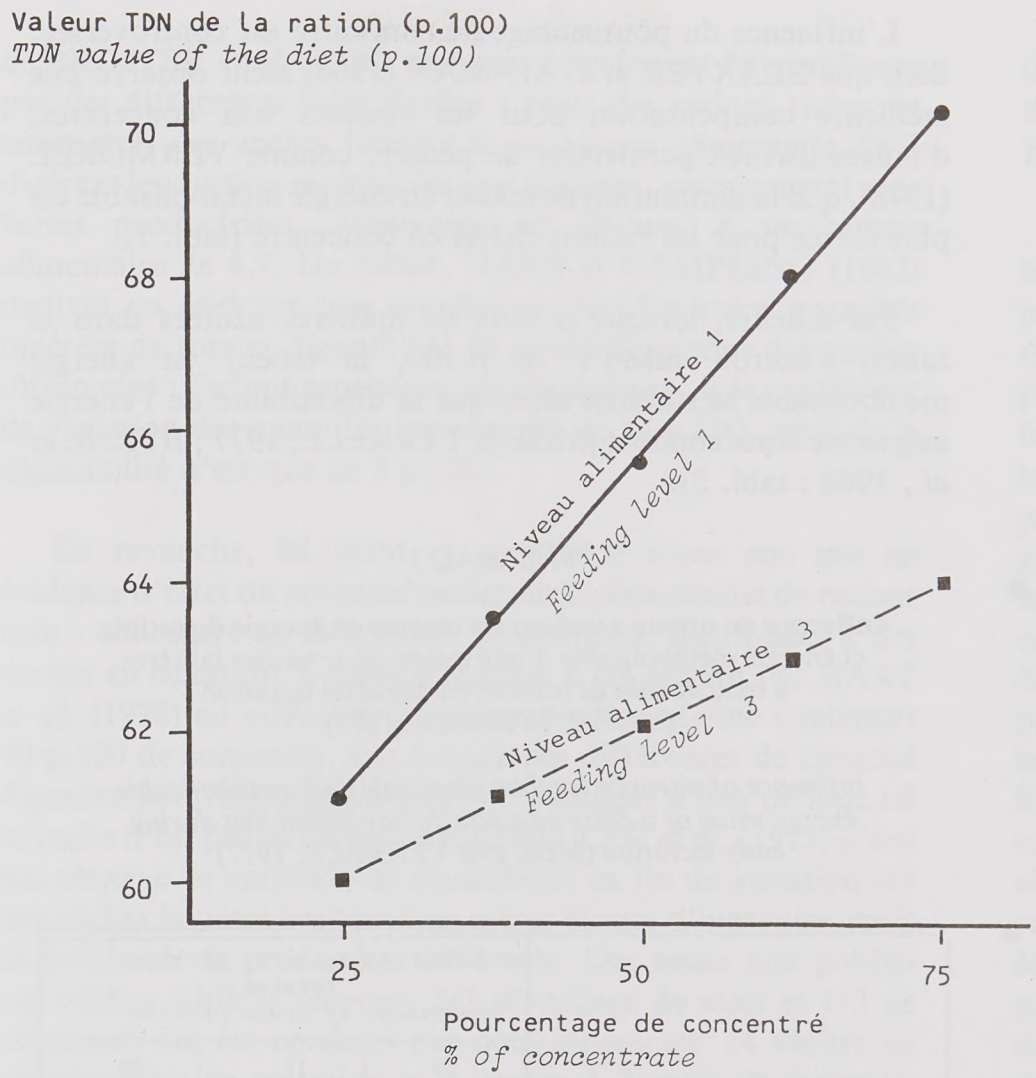


FIG.2 : Influence du niveau alimentaire et du pourcentage de concentré sur l'utilisation digestive d'une ration à base de foin (WAGNER et LOOSLI, 1967)

Influence of feeding level and percentage of concentrate on digestive value of a hay-based diet (WAGNER and LOOSLI, 1967)

partiellement les baisses de digestibilité dues au niveau alimentaire n'a pas été clairement démontré (MOE et TYRRELL, 1972 ; TYRRELL *et al.*, 1981). On peut cependant penser qu'un apport élevé d'azote soluble est mieux valorisé à niveau alimentaire élevé car il maximise les synthèses microbiennes d'autant plus que l'azote alimentaire est alors moins dégradé dans le rumen. Cette action doit cependant être modérée : OLDHAM et TAMMINGA (1980) ont mis en évidence une limite à la quantité totale d'azote non ammoniacal arrivant dans l'intestin grêle par unité d'énergie métabolisable ingérée, indépendamment du niveau alimentaire.

4°) Influence de la nature des aliments

Les baisses de digestibilité dues au niveau alimentaire et les interactions avec le pourcentage de concentré varient avec la nature des aliments. Cependant, les différents résultats expérimentaux concordent rarement, notamment sur l'influence de la nature du fourrage. En effet, les facteurs intervenant sur le temps de séjour dans le rumen sont nombreux et leurs variations souvent mal connues : intensité de la mastication, substances tampon salivaires ou alimentaires, composition chimique des parois végétales ; par ailleurs, les études ne sont pas toujours menées au même stade physiologique ou sur les mêmes animaux. Cependant, pour des régimes à base d'ensilage de maïs, la chute de digestibilité pour une augmentation d'une unité de niveau alimentaire est le plus souvent comprise entre 2,4 (TYRRELL et MOE, 1972) et 4,0 (DULPHY et CARLE, non publié). Ces auteurs ont de plus mis en évidence que l'influence de l'aliment concentré sur cette chute est beaucoup plus réduite qu'avec des régimes à base de foin.

Il semble en outre que la nature du concentré intervienne sur la chute de digestibilité : le maïs, dont l'amidon est moins facilement digéré que celui de l'orge, provoque une dépression légèrement plus importante avec l'augmentation du niveau alimentaire (TYRRELL et MOE, 1974). Un régime ensilage de maïs-grain peut à haut niveau d'ingestion entraîner une chute importante de digestibilité de l'amidon, pouvant atteindre 8 points (WHEELER *et al.*, 1975 ; tabl. 2). Pour une telle association d'aliments, la chute de digestibilité est d'autant plus importante que le niveau alimentaire est élevé (JOANNING *et al.*, 1981). La raison la plus probable est que la digestion de l'amidon dans l'intestin grêle est limitée par un pH

TABLEAU 2

Effet du niveau alimentaire et du pourcentage de concentré sur la digestibilité d'une ration contenant une forte proportion de maïs (WEELER *et al.*, 1975)

Influence of feeding level and percentage of concentrate on the digestibility of a diet rich in corn (WHEELER et al., 1975)

Stade physiologique *Physiological stage*	Rapport Fourrage - Concentré *Forage - concentrate ratio*			
	75/25		30/70	
	Entretien *Maintenance*	Lactation *Lactation*	Entretien *Maintenance*	Lactation *Lactation*
Niveau alimentaire *Feeding level*	1.0	3.0	0.9	3.2
Digestibilité de l'énergie (p.100) *Energy digestibility (%)*	72.7	65.9	76.6	66.0
Digestibilité de l'amidon (p.100) *Starch digestibility (%)*	96.8	84.7	96.8	87.3

trop faible ne permettant pas une activité maximale de l'amylase pancréatique (WHEELER et NOLLER, 1977).

Les effets différents d'un concentré à l'autre sont cependant encore mal connus ; par exemple, un essai sur moutons recevant un foin et un concentré de pellicules de soja, riches en cellulose facilement digestible, met en évidence une interaction très forte sur la digestibilité entre le pourcentage de concentré et le niveau alimentaire (fig. 3) qui n'est pas observée lorsque le concentré est constitué de céréales ou de son (BERGE, 1982).

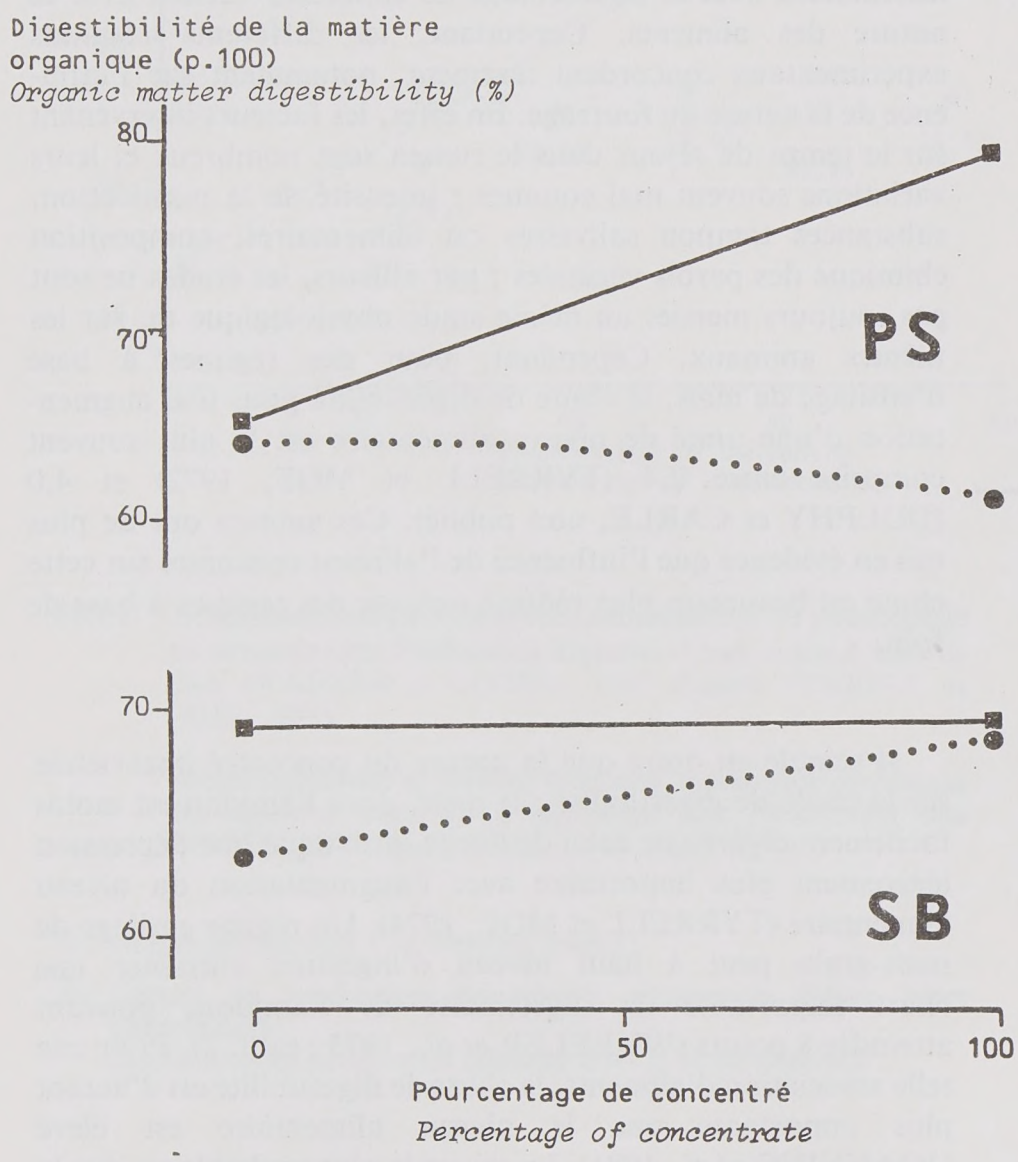


FIG.3 : Interactions entre niveau alimentaire et pourcentage de concentré : effet sur la digestibilité de rations foin-pellicules de soja (PS) ou foin-son de blé (SB.) (BERGE, 1982)

Interactions between feeding level and percentage of concentrate influence on the digestibility of a hay soybean hulls (PS) *and a hay-wheat bran* (*SB*) *diets* (*BERGE, 1982*)

Trait plein : Niveau alimentaire 1

Trait pointillé : *ad libitum* niveau alimentaire 2.

Full line : Feeding level 1

Dotted line : ad libitum *feeding, level 2*

5°) Effets sur la teneur en énergie métabolisable

La baisse de digestibilité due à l'augmentation du niveau alimentaire est partiellement compensée par une augmentation du rapport énergie métabolisable/énergie digestible : cela est dû à une réduction des pertes d'urine et surtout de méthane qui est un produit des fermentations ruminales de la matière organique. La compensation est en moyenne de 2/3 de la perte d'énergie due à la chute de digestibilité (SCHIEMANN *et al.*, 1971). Cependant, on peut estimer, à la suite de VAN ES et VAN DER HONING (1979), que la compensation est d'autant plus faible en pourcentage que la dépression de digestibilité est plus forte.

L'influence du pourcentage de concentré est controversée. Bien que BLAXTER et WAINMAN (1964) aient observé une meilleure compensation pour les régimes très concentrés, d'autres travaux permettent de penser, comme VERMOREL (1978), que la diminution de teneur en énergie métabolisable est plus élevée pour les rations riches en concentré (tabl. 1).

Par ailleurs, lorsque le taux de matières azotées dans la ration s'accroît jusqu'à 20 p.100, la teneur en énergie métabolisable se stabilise alors que la digestibilité de l'énergie augmente constamment (MOE et TYRRELL, 1977 ; BYRNE *et al.*, 1980 ; tabl. 3).

TABLEAU 3

Influence du niveau azoté sur les teneurs en énergie digestible et énergie métabolisable d'une ration pour vaches laitières à base de foin de luzerne en début de lactation (MOE et TYRRELL, 1977)

Influence of nitrogen level on digestible and metabolizable energy value of a dairy cow alfalfa hay-based diet during early lactation (*MOE and TYRRELL, 1977*)

	Teneur en matières azotées totales *Percentage of crude protein*		
	14	17	20
Digestibilité de l'énergie (p.100) *Energy digestibility (%)*	62.6	66.6	67.9
Teneur en énergie métabolisable (p.100) *Metabolizable energy value(%)*	55.1	59.7	59.0

II. Physiologie digestive et potentiel laitier

L'accroissement de la capacité de production laitière des vaches s'accompagne d'une augmentation de leur capacité d'ingestion ; s'accompagne-t-elle aussi d'une amélioration de leur capacité de digestion, ce qui se traduirait par le fait que, tout en ingérant davantage que les vaches faibles productrices, les vaches fortes productrices digéreraient aussi bien leur ration ? La réponse est difficile, car rares sont les études comparant la digestion d'une même ration par des vaches de potentiels différents.

Il est précédemment apparu que, pour une même vache ou des vaches de potentiels comparables, la digestibilité diminuait lorsque le niveau alimentaire augmentait. Or, GILL*et al.* (1978) ont obtenu sur des vaches allaitantes recevant un régime à base d'ensilage d'herbe une relation positive, bien que non significative, entre la digestibilité de la ration et les quantités ingérées. Ceci pourrait être dû à des variations de capacité du rumen ou de la vitesse de digestion ruminale qui, en augmentant, entraînent la diminution du temps de séjour des aliments dans le rumen et donc un accroissement simultané des quantités ingérées et de la digestibilité. Ce résultat est à rapprocher des observations de PURSER et MOIR (1966) qui, sur des moutons recevant des quantités identiques d'une même ration, digèrent celle-ci d'autant mieux que le volume d'eau de leur rumen, critère de son remplissage, est faible. Des résultats

de BROSTER *et al.* (1978) pourraient également être expliqués par des différences individuelles : pour des rations riches en concentré, des vaches limitées à un niveau alimentaire de 3 digèrent leur ration moins bien que d'autres, certainement plus fortes productrices, alimentées *ad libitum,* à un niveau alimentaire de 4,7. De même, HARB et CAMPLING (1982) mettent en évidence une corrélation positive entre quantités ingérées de foin et digestibilité de la cellulose pour des vaches différentes ; ils font cependant remarquer que, si le coefficient de variation des quantités ingérées est de 14 p.100, celui de la digestibilité n'est que de 3 p.100.

En revanche, BLOOM *et al.* (1955) n'ont pas mis en évidence d'effet du potentiel laitier sur la digestibilité de rations foin - concentré en différentes proportions, distribuées à des vaches en lactation. Le même résultat a été obtenu par HART *et al.* (1978) en milieu de lactation avec un régime contenant 90 p.100 de concentré. Les éventuelles différences de capacité digestive pourraient également être mesurées à une période où la vache n'est pas en lactation ; HENSELER *et al.* (1973) n'ont pas observé de variation de digestibilité en fin de gestation sur des vaches laitières limitées à un même niveau d'ingestion, mais de potentiels de production différents. Des essais non publiés sur vaches laitières recevant 2/3 d'ensilage de maïs et 1/3 de concentré ont été conduits par nous-mêmes sur 14 vaches en dernier mois de gestation et 9 vaches à 2 mois de lactation alimentées *ad libitum* et par VERMOREL *et al.,* sur 16 vaches durant le premier mois de lactation, en alimentation restreinte. Ils vont dans le même sens : des régressions à deux variables explicatives de la digestibilité de la matière organique ou de l'énergie ont montré l'absence d'effet du potentiel laitier, et une tendance non significative à une réduction de la digestibilité lorsque les quantités ingérées augmentent ; il semble que lorsque la digestibilité de la matière organique de tels régimes devient inférieure à 70 p.100, l'effet du niveau d'ingestion soit réduit.

Il est difficile de conclure d'un ensemble de résultats aussi divergents; cependant, en l'absence de démonstration probante d'une liaison positive entre capacité de production laitière et capacité digestive, il semble préférable, dans les calculs de rationnement, de tenir compte des dépressions de digestibilité dues au niveau alimentaire.

III. Influence du stade physiologique sur la digestion

Le rationnement du ruminant laitier fort producteur est particulièrement délicat à certaines périodes du cycle annuel et des variations de valeur nutritive de la ration peuvent alors avoir une importance accrue. Aussi, on peut se demander si, aux effets précédemment décrits, ne se superpose pas une action synergique ou antagoniste due au stade physiologique. Peu d'études ont été jusqu'à présent réalisées à ce sujet. L'effet défavorable de la gestation a été montré chez la vache par LAMBERTH (1969) et FLATT *et al.* (1969) : la chute de digestibilité de la ration, à niveaux d'ingestion comparables, serait de 3 à 4 points par rapport à des vaches taries. L'explication la plus fréquemment avancée est la réduction de capacité du rumen, la compression exercée par l'utérus gravide entraînant un temps de séjour des particules plus court. Cependant, HENSELER *et al.* (1973) n'ont pas trouvé d'évolution de la digestibilité au cours des deux derniers mois de gestation alors que le volume de l'utérus gravide s'accroît fortement.

L'étude du début de la lactation, qui se caractérise par des besoins alimentaires de l'animal très élevés, présente un intérêt pratique plus important car à cette période la vache se trouve systématiquement en déficit énergétique. Sur des vaches faibles productrices recevant d'une part un régime comprenant 2/3 de foin et 1/3 de concentré, d'autre part une ration entièrement broyée et agglomérée, JOURNET et REMOND (1976) n'avaient pas mis en évidence d'évolution de digestibilité entre la fin de la gestation et le début de la lactation. En revanche sur un régime d'ensilage de maïs, DOREAU et REMOND (1982) ont observé dans les semaines qui entourent le vêlage une chute de digestibilité de la matière sèche de 7 points, qui a porté principalement sur les parois (-11 points pour la digestibilité de la cellulose brute) mais aussi sur l'amidon (- 4 points) (fig. 4). Elle ne peut être que partiellement expliquée par l'accroissement des quantités ingérées, d'une unité de niveau alimentaire dans ce cas. Elle est liée à une part plus faible du rumen dans les quantités digérées (fig. 5). Elle ne peut guère être attribuée exclusivement à une modification du transit des particules, qui semble peu varier. En revanche, la vitesse de digestion des parois et le nombre de protozoaires, deux critères de l'activité microbienne du rumen, semblent réduits au début de la lactation (DOREAU *et al.,* non publié). Il est également possible que, dans certains cas, la mastication soit moins intense en début de lactation : lorsque la durée journalière de mastication est élevée, la durée de mastication d'un kg de matière sèche diminue alors que les quantités ingérées augmentent (COULON, 1981). Une adaptation insuffisamment rapide du tractus digestif ou de la micropopulation du rumen à l'accroissement brutal du niveau d'ingestion peut également être invoquée. Ces observations demandent cependant confirmation.

L'un des effets prépondérants sur les diminutions de digestibilité de la ration en début de lactation semble cependant être le niveau azoté, d'après nos résultats non publiés (fig. 6). L'importance particulière du niveau azoté en début de lactation pourrait s'expliquer par une limitation des synthèses microbiennes par défaut d'azote fermestescible, comme en témoignent les teneurs très faibles en ammoniac du liquide du rumen (DOREAU et REMOND, 1982). Le début de lactation se caractériserait par une utilisation effective de l'azote recyclé dans le tube digestif, mais aussi par des disponibilités insuffisantes en azote non protéique. Un phénomène comparable pourrait expliquer des résultats obtenus par FERNANDEZ *et al.* (1982): l'apport de calcium dans la ration n'améliore la digestibilité en accroissant le pH de l'intestin, et donc la digestion de l'amidon, que pour des vaches en lactation : une absorption intestinale du calcium accrue lors de la lactation pourrait en être la cause.

Le niveau de satisfaction des besoins azotés, qui en début de lactation est une notion distincte de la teneur en azote de la ration, semble cependant, en règle générale, avoir un effet limité : la suppression totale du déficit en PDI en début de lactation ne permet pas une amélioration de la digestibilité par rapport à un régime bien pourvu en PDI, mais n'évitant pas un déficit passager (DOREAU *et al.,* non publié). Par ailleurs, la digestibilité n'évolue pas entre la 2ème (déficit azoté) et la4ème et 5ème semaine (pas de déficit azoté) de lactation (HOLMES et JONES, 1965 ; DOREAU et REMOND, 1982 et non publié ; VERMOREL et REMOND, non publié ; tabl. 4).

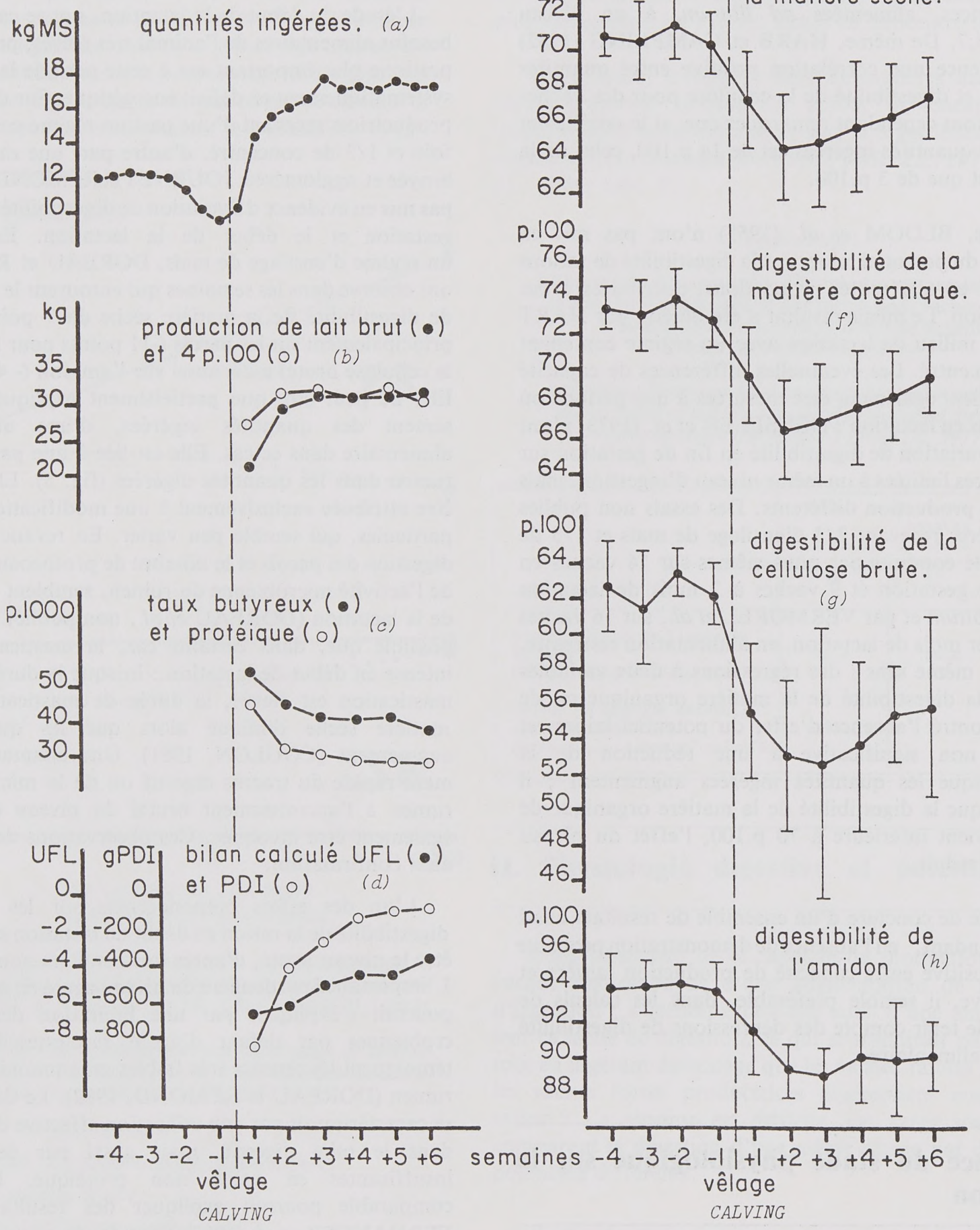


FIG. 4 : Variations de digestibilité d'une ration à base d'ensilage de maïs chez la vache en fin de gestation et en début de lactation (DOREAU et REMOND, 1982)

Variations in digestibility of a corn silage-based diet in cows at late pregnancy and early lactation (DOREAU and REMOND, 1982)

(*a*) *Dry matter intake (kg DM)*
(*b*) *Milk (●) and fat-corrected milk (○) yield (kg)*
(*c*) *Fat (●) and protein content (○) (%)*
(*d*) *Calculated energy (UFL) and nitrogen (g PDI) balances*
(*e, f, g, h*) *Respective digestibilities of dry matter, organic matter, crude fiber and starch (%)*

TABLEAU 4

Effet du niveau de couverture des besoins énergétiques et azoté sur la digestibilité des rations pour vaches laitières

Influence of satisfying energy and nitrogen needs on digestibility of dairy cow diets

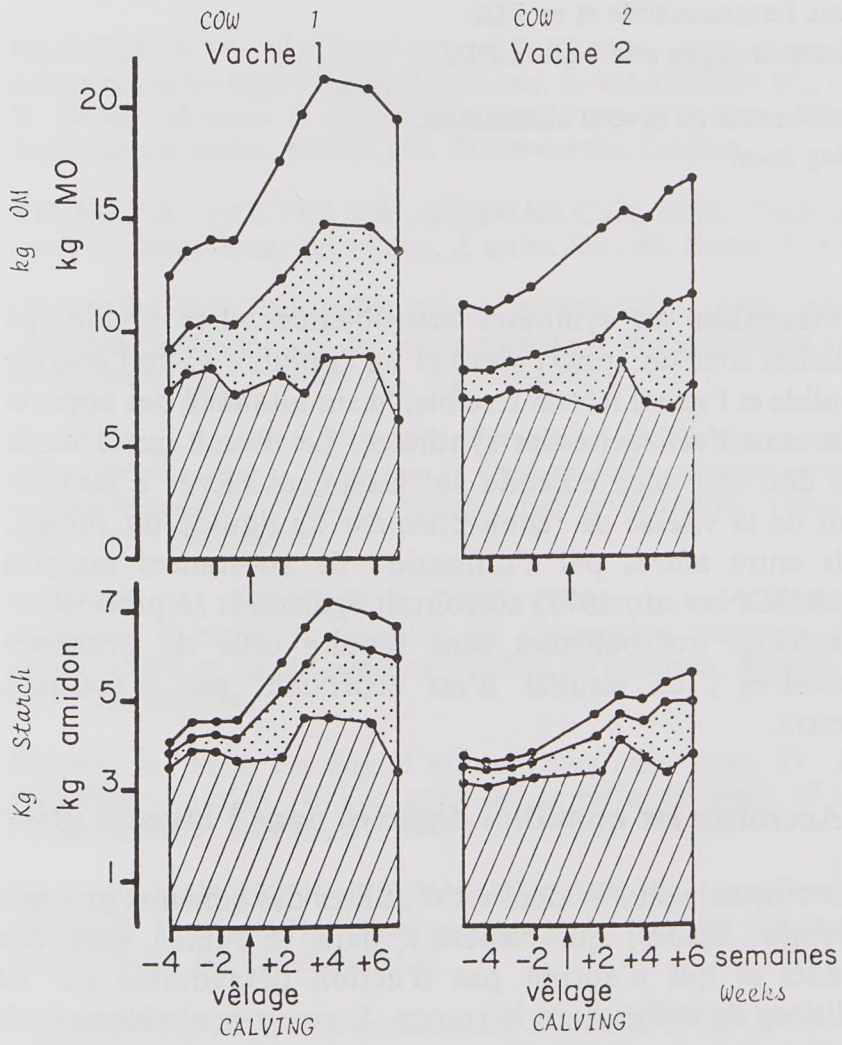
(les déficits énergétique et azoté diminuent constamment de la 1ère à la 5ème semaine de lactation).

(*Energy and nitrogen deficits are greatly reduced between 1st and 5 th week of lactation*).

SOURCE *REFERENCE*	Semaine de lactation *Week of lactation*	Variation du niveau alimentaire *Variation of feeding level*	Digestibilité de la matière organique (p.100) *Organic Matter digestibility (%)*
HOLMES et JONES (1) (10 vaches) *(10 cows)*	2	+0.4	72.8
	5		72.0
DOREAU et REMOND (2) 1982 (5 vaches) *(5 cows)*	1	+0.7	69.4
	2		66.5
	5	+0.3	68.6
VERMOREL et REMOND (2) non publié *unpublished* (11 vaches) *(11 cows)*	2	+0.4	64.2
	4		64.9

(1) Régime à base de foin
Hay based diet.

(2) Régime à base d'ensilage de maïs
Corn silage based diet



quantités non digérées.
Undigested amounts.

quantités digérées dans l'intestin.
Amount digested in the intestines.

quantités digérées dans le rumen.
Amount digested in the rumen.

FIG. 5 : Digestion dans le rumen et l'intestin d'une ration à base d'ensilage de maïs chez la vache en fin de gestation et début de lactation (DOREAU et REMOND, 1982)

Partition of digestion within rumen and intestines with a corn silage-based diet in cow at late pregnancy and early lactation (DOREAU and REMOND, 1982)

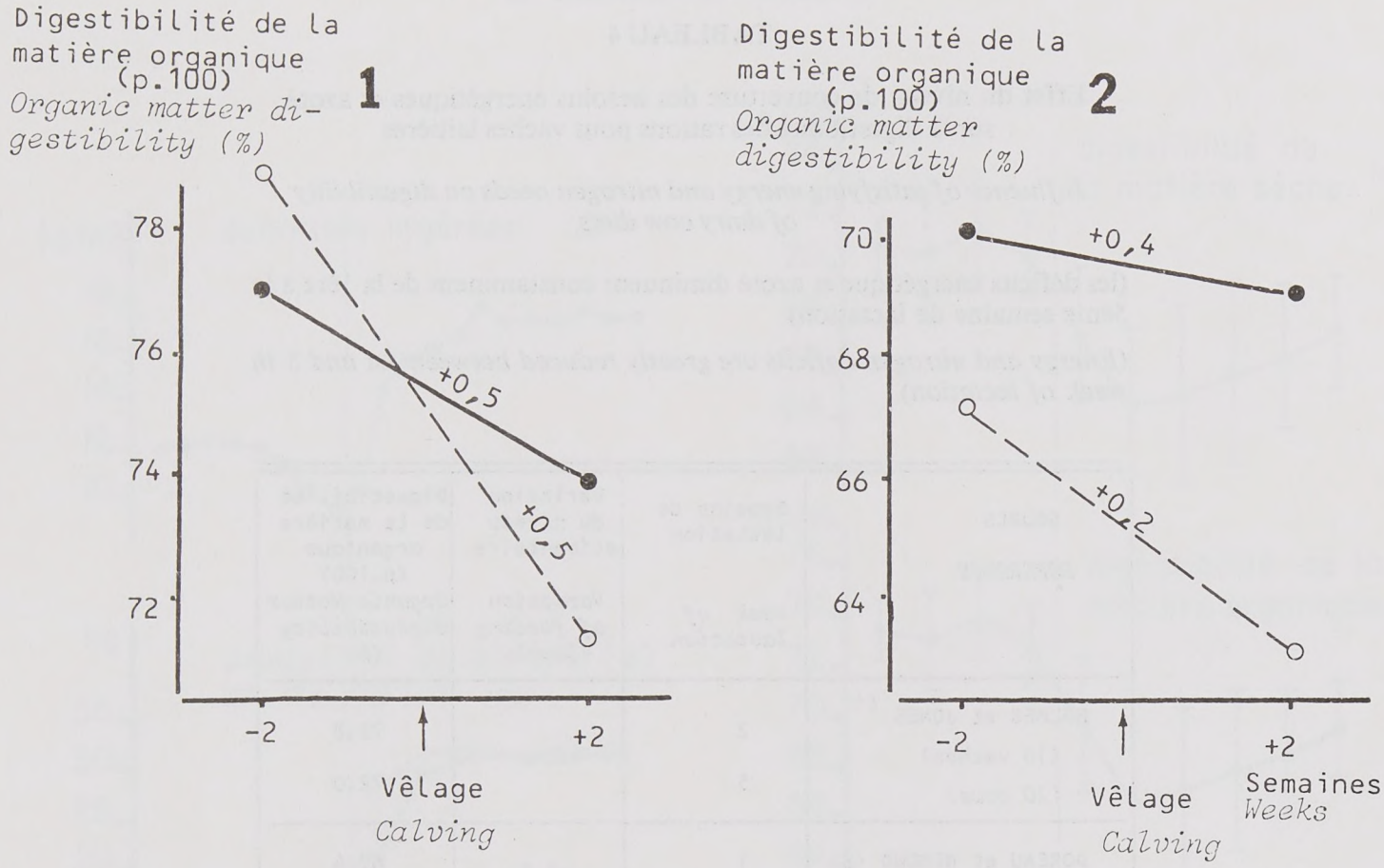


FIG. 6 : Interactions entre stade physiologique et nutrition azotée (régimes 65 p.100 ensilage de maïs - 35 p.100 concentré distribués *ad libitum*)

Interactions between physiological stage and nitrogen feeding (diets : 65 % corn silage - 35 % concentrate, offered ad libitum)

1 REMOND, non publié : en tirets = concentré ''maïs''
REMOND, unpublished : dashed line = ''corn'' concentrate

en trait plein = concentré ''soja''
full line = ''soybean'' concentrate

2 DOREAU *et al.*, non publié :
DOREAU et al., *unpublished :*

en tirets = Régime déficitaire en azote fermentescible et pauvre en PDI
dashed line = diet with insufficient degradable nitrogen and low in PDI

en trait plein = Régime bien pourvu en azote fermentescible et en PDI
full line = Diet with sufficient degradable nitrogen and high in PDI

Les chiffres figurant sur les courbes représentent l'accroissement du niveau alimentaire.
Numbers near the curves stand for the increase in feeding level.

Conclusion : les moyens de maximiser la capacité digestive des vaches à haut potentiel

Dans l'état actuel des connaissances, plusieurs solutions peuvent être préconisées :

1°) Optimiser le fonctionnement du rumen :

- éviter les associations alimentaires provoquant une diminution de la part du rumen dans la digestion, comme les régimes ensilage de maïs - maïs grain ;

- limiter les effets de l'accélération du transit des particules dans le rumen à de hauts niveaux d'ingestion. L'utilisation de fourrages de bonne qualité, digérés rapidement, constitue un élément favorable ;

- maximiser les synthèses microbiennes. Les conditions essentielles sont un apport élevé et un équilibre entre l'énergie disponible et l'azote fermentescible, la simultanéité des apports améliorerait l'efficacité des synthèses. Le niveau azoté de la ration doit être bien entendu suffisamment élevé. L'accroissement de la vitesse de renouvellement du liquide du rumen, permis entre autres par l'utilisation de substances tampon (HARRISON *et al.*, 1975) accroîtrait également la production de protéines microbiennes sans réduire celle de protéines alimentaires ; ce résultat n'est cependant pas clairement démontré.

2°) Accroître les quantités digérées dans l'intestin grêle

Le moyen le plus évident est d'utiliser des aliments protégés (protéines, lipides) qui passeront dans le rumen sans être dégradés et qui n'auront pas d'action défavorable sur les conditions de milieu dans le rumen. Il en est probablement de

même de certains types de lipides non protégés, s'ils sont correctement employés (PALMQUIST et JENKINS, 1980). L'intérêt des lipides pour le ruminant fort producteur est en outre d'avoir une valeur énergétique très élevée. Cependant lorsque le niveau d'ingestion est faible et que ces aliments se substituent à des sources énergétiques digestibles dans le rumen, la quantité de matière organique digérée dans le rumen est diminuée ainsi donc que la synthèse de protéines microbiennes.

Dans le cas de régimes ensilage de maïs - maïs grain, dont la digestion de l'amidon est incomplète à haut niveau d'ingestion, l'utilisation de carbonate de calcium a été préconisée (WHEELER et NOLLER, 1977). Son emploi permet de relever le pH de l'intestin grêle et ainsi de maximiser l'activité de l'α-amylase pancréatique, donc d'accroître la digestion intestinale de l'amidon. Des doses excessives risquent cependant, par un déséquilibre calcium-phosphore, de perturber l'activité microbienne (COLOVOS *et al.,* 1958).

Références bibliographiques

BERGE Ph., 1982. *Interactions entre les fourrages et les aliments concentrés. Conséquences sur la prévision de l'ingestibilité et de la digestibilité des rations mixtes et sur la mesure de la digestibilité des aliments concentrés chez le ruminant.* Thèse Doct. Ing. Univ. Montpellier.

BLAXTER K.L., WAINMAN F.W., 1964. The utilization of the energy of different rations by sheep and cattle for maintenance and for fattening. *J. agric. Sci.,* **63**, 113-128.

BLOOM S., JACOBSON N.L., Mc GILLIARD L.D., HEADY E.O., HOMEYER P.G., 1955. Effects of various hay : concentrate ratios on production responses and nutrient utilization of dairy cows. *J. Dairy Sci.,* **38**, 614 (Abstr.).

BROSTER W.H., SUTTON J.O., BINES J.A., 1978. Concentrate-forage ratios for high yielding dairy cows. In HARESIGN W., LEWIS D. Recent advances in animal nutrition. Proc. 11th Nutr. Conf. for feed manufacturers, 99-125, Ed. Butterworths, London

BYRNE J.A., HOLTER J.B., SCHWAB C.G., 1980. *Crude protein* levels for exceptional dairy cows. *J. anim. Sci.,* **51**, Suppl. **1**, 350-351.

COLOVOS N.F., KEENER H.A., DAVIS H.A., 1958. Effect of pulverized limestone and dicalcium phosphate on the nutritive value of dairy cattle feed. *J. Dairy Sci.,* **41**, 676-682.

COULON J.B., 1981. *Capacité d'ingestion des vaches laitières au début de lactation : évolution et liaisons avec certains paramètres comportementaux, digestifs, métaboliques et sanitaires.* Thèse Doct. Ing., Univ. Montpellier.

DOREAU M., REMOND B., 1982. Comportement alimentaire et utilisation digestive d'une ration de composition constante chez la vache laitière en fin de gestation et début de lactation. *Reprod. Nutr. Dév.,* **22**, 307-324.

EKERN A., 1972. Feeding of high yielding dairy cows. IV. Ration digestibility in high yielding cows fed at different levels of intake. *Norges Landbr. Hogsk.,* **51**, 33 (18 p.).

ES A.J.H. VAN, HONING Y. VAN DER, 1979. Energy utilization. In Broster W.H., Swan H., *"Feeding strategy for the high yielding dairy cow",* 68-89. Ed. Granada, U.K.

FERNANDEZ J.A., COPPOCK C.E., SCHAKE L. M., 1982. Effect of calcium buffers and whole plant processing on starch digestibility of sorghum based diets in Holstein cows. *J. Dairy Sci.,* **65**, 242-249.

FLATT W.P., MOE P.W., MOORE L.A., 1969. Influence of pregnancy and ration composition on energy utilization by dairy cows. In Blaxter K.L., Kielanowski J., Thornek G., 1969) *Energy metabolism of farm animals,* 123-136. Ed. Oriel Press. Newcastle.

GILL W.W. BARTH K.M., BUTTS W.T., 1978. Apparent nutrient digestibility by lactating Angus cows as related to certain body parameters. *J. anim. Sci.,* **46**, 753-760.

GROVUM W.L., HECKER J.F., 1973. Rate of passage of digesta in sheep. 2°) The effect of level of food intake on digesta retention times and on water and electrolyte absorption in the large intestine. *Br. J. Nutr.,* **30**, 221-230.

HARB M.Y., CAMPLING R.C., 1982. Variation between lactating dairy cows in eating behaviour, digestibility and voluntary food intake. *Anim. Prod.,* **34**, 372 (Abstr.).

HARRISON D.G., BEEVER D.E., THOMSON D.J., OSBOURN D.F., 1975. Manipulation of rumen fermentation in sheep by increasing the rate of flow of water from the rumen. *J. agric. Sci.,* **85**, 93-101.

HART I.C., BINES J.A., MORANT S.V., RIDLEY J.L., 1978. Endocrine control of energy metabolism in the cow : comparison of the levels of hormones (prolactin, growth hormone, insuline and thyroxine, and metabolites in the plasma of high and low yielding cattle at various stages of lactation. *J. Endocr.,* **77**, 333-345.

HENSELER G., JENTSCH W., SCHIEMANN R., WITTENBURG H., 1973. Die Verwertung der Futterenergie für die Milchproduktion. 6. Der Energie - umsatz von Hochleistungkühe in der Endphase der Trächtigkeit. *Arch. Tierernähr.,* **23**, 353-384.

HOLMES W., JONES J.G.W., 1965. The feed intake of milk cows. II. The effect of roughage quality during late pregnancy and lactation. *Anim. Prod.,* **7**, 39-51.

JOANNING S.W., JOHNSON D.E., BARRY B.P., 1981. Nutrient digestibility depressions in corn silage - corn grain mixtures fed to steers. *J. anim. Sci.,* **53**, 1095-1103.

JOURNET M., REMOND B., 1976. Physiological factors affecting the voluntary intake of feed by cows : a review. *Livest. Prod. Sci.,* **3**, 129-146.

JOURNET M., VERITE R., 1979. Predicting equations of N duodenal flow in dairy cattle. Effects of level of feeding and proportion of concentrate in the diet. *Ann. Rech. vet.,* **10**, 303-306.

LAMBERTH J.L., 1969. The effect of pregnancy in heifers on voluntary intake, total rumen contents, digestibility and rate of passage. *Aust. J. exp. Agric. anim. Husb.,* **9**, 493-496.

MOE P.W., TYRRELL H.F., 1972. Net energy value lactation of high and low protein diets containing corn silage. *J. Dairy Sci.,* **55**, 318-324.

MOE P.W., TYRRELL H.F., 1977. Influence of protein level on metabolizable energy value of diets for lactating cows. *J. Dairy Sci.,* **60**, Suppl. 1, 69-70.

OLDHAM J.D., TAMMINGA S., 1980. Amino acid utilization by dairy cows. I. Methods ov varying amino acid supply. *Livest. Prod. Sci.*, **7**, 437-452.

PALMQUIST D.L., JENKINS T.C., 1980. *J. Dairy Sci.,* **63**, 1-14.

PURSER D.B., MOIR R.J., 1966. Variations in rumen volume and associated effects as factors influencing metabolism and protozoa concentrations in the rumen of sheep. *J. anim. Sci.,* **25**, 516-520.

SCHIEMANN R., JENTSCH W., WITTENBURG H., 1971. Zur Abhängigkeit der Verdauklichkeit der Energie und der Nähtstoffe von der Höhe der Futteraufnahme und Rationszusammensetzung bei Milchkühen. *Arch. Tierernähr.,* **21**, 223-240.

SUDWEEKS E.M., 1977. Digestibility by sheep of diets of citrus pulp, corn or soybean mill feed with three forages. *J. Dairy Sci.,* **60**, 1410-1415.

TAMMINGA S., VAN DER KOELEN C.J., VAN VUUREN A.M., 1979. Effect of the level of feed intake on nitrogen entering the small intestine of dairy cows. *Livest. Prod. Sci.*, **6**, 255-262.

TYRRELL H.F., MOE P.W., 1972. Net energy value for lactation of a high and low concentrate ration containing corn silage. *J. Dairy Sci.*, **55**, 1106-1112.

TYRRELL H.F., MOE P.W., 1974. Net energy value of a corn and a barley ration for lactation. *J. Dairy Sci.*, **57**, 451-458.

TYRRELL H.F., MOE P.W., 1975. Effect of intake on digestive efficiency. *J. Dairy Sci.*, **58**, 1151-1163.

TYRRELL H.F., HAALAND G.L., MOE P.W., BROWN A.C.G., 1981. Effect of level and solubility of protein on energy value of corn silage based rations fed to Holstein cows. *J. Dairy Sci.*, **64**, suppl. **1**, 123-124.

VERMOREL M., 1978. Energie. in *''L'alimentation des ruminants''*, 47-88. Ed. INRA Publications, Versailles.

WAGNER D.G., LOOSLI J.K., 1967. Studies on the energy requirements of high producing dairy cows. Memoir 400, Cornell Univ., N.Y. State College of Agriculture, Ithaca, NY, 40 p.

WHEELER W.E., NOLLER C.H., COPPOCK C.E., 1975. Effect of forage to concentrate ratio in complete feeds and feed intake on digestion of starch by dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **58**, 1902-1906.

WHEELER W.E., NOLLER C.H., 1977. Gastrointestinal tract pH and starch in feces of ruminants.*J. anim. Sci.*, **44**, 131-135.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 27-36

Equilibre endocrinien et production laitière

C. DELOUIS

INRA, Laboratoire de Physiologie de la Lactation
Centre de Recherches zootechniques - 78350 Jouy-en-Josas

Résumé

La glande mammaire a une structure complexe dont la masse glandulaire formée de cellules alvéolaires est la partie essentielle, puisqu'elle synthétise le lait pendant la lactation. La structure lobulo-alvéolaire de la glande mammaire se met en place pendant la deuxième moitié de la gestation ; elle devient fonctionnelle au moment du vêlage, puis elledisparaîtaprès le tarissement. La quantité de lait produite pendant la lactation dépend exclusivement du nombre de cellules alvéolaires formées pendant la gestation et de l'amplitude de l'activité synthétique de chacune de ces cellules après le vêlage.

La formation de la structure alvéolaire est contrôlée par une séquence hormonale comprenant des hormones d'origine ovarienne et/ou foeto-placentaire (oestrogènes, progestérone, hormone placentaire lactogène), des hormones anté-hypophysaires (prolactine et hormone de croissance) et des hormones surrénaliennes (glucocorticoïdes). Les oestrogènes et la prolactine sont absolument nécessaires pour induire la multiplication cellulaire qui assure la formation des alvéoles à partir des canaux mammaires. De plus, des facteurs de croissance, d'origine maternelle, participent à la croissance du tissu alvéolaire. L'importance de leur effet par rapport à celui des hormones produites par l'unité foeto-placentaire (effet foetal) reste à déterminer.

La sécrétion lactée, abondante au moment de la parturition, est induite en présence de quantités élevées de prolactine et d'une diminution brutale de celle de la progestérone dans le plasma maternel. Les hormones qui contrôlent le métabolisme basal (hormone de croissance, corticoïdes, thyroxine) agissent en synergie avec la prolactine pour augmenter son effet lactogène.

Le maintien de la lactation est assuré par la décharge réflexe d'hormones hypophysaires après stimulation du trayon par la traite ou la tétée. L'ocytocine d'origine posthypophysaire a un rôle essentiel pour l'éjection du lait hors de la structure alvéolaire. Les hormones libérées par l'antéhypophyse interviennent dans l'état métabolique qui est corrélé avec la production laitière. Les facteurs du milieu (alimentation, saison) provoquent une augmentation ou une diminution des activités synthétiques et sécrétoires de la mamelle en modifiant les concentrations plasmatiques de ces hormones.

Les hautes performances laitières sont le résultat d'une sélection sur la capacité à former un nombre élevé de cellules alvéolaires mammaires pendant chaque gestation et à assurer un état métabolique spécifique de la femelle au moment du vêlage et pendant la lactation. L'importance relative pour la production laitière bovine des facteurs endocriniens qui contrôlent ces processus physiologiques serait à déterminer.

Summary

Relation between hormones and lactation

The mammary gland has a complex structure from which the main part is the glandular mass of alveolar cells which synthetize milk during lactation. The lobualveolar structure of the mammary gland appears during the second half of pregnancy, becomes functionnal at calving and disappears during drying up. The amount of milk produced during lactation is correlated with the number of alveolar cells and with the magnitude of the synthetic activity of each cell.

The formation of the alveolar structure is under a sequential hormonal control of ovarian and foetoplacental (oestrogens, progesterone, placental lactogen), antepituitary (prolactin and growth hormone) and adrenal (glucocorticoids) hormones. Oestrogens and prolactin play the major role for the initiation of epithelial cell multiplication which ensures the development of the mammary gland. However the relative morphogenetic influence of growth factors from maternal origin remains to be compared to the effect of hormones produced by the foetoplacental unit.

The onset of a copious milk secretion, at parturition, is induced in the presence of large amounts of prolactin and a drop of progesterone in maternal plasma. Others hormones which regulate the basal metabolism (growth hormone, corticoids, thyroxin) increase synergistically the lactogenic effect of prolactin.

The maintenance of lactation requires the release of pituitary hormones after stimulation of the teat. Oxytocin coming from the postituitary is essential for the removal of the milk stored in the lobualveolar structure. Hormones released by the antepituitary control the basal metabolism which is correlated with milk yields. Environmental factors (nutrition, season) increase or decrease synthetic and secretory activities of the mammary gland by changing the plasma levels of these hormones.

The high yields of milk is the result of selection on the ability to develop a large number of alveolar mammary cells during each pregnancy and to establish a specific basal metabolism at calving and during lactation. The relative influence of these hormonal factors on milk yields in the cow remains to be evaluated.

Introduction

A - Terminologie

La lactation, fonction originale et spécifique, est la phase finale du cycle de la reproduction des Mammifères. La sécrétion lactée adaptée qualitativement et quantitativement aux besoins du ou des petits est essentielle pour la survie des espèces puisque, pendant une période plus ou moins longue, les jeunes en sont exclusivement dépendants.

La sélection, en vue de la production laitière, notamment chez la brebis et la chèvre, a permis de mettre en valeur des caractères laitiers dont l'expression dépasse largement les quantités de lait nécessaires à la survie de l'espèce. Ce résultat vient de ce que l'un des éléments de la glande mammaire, le tissu lobuloalvéolaire, siège de la synthèse du lait, est formé pendant la gestation, fonctionne pendant la lactation puis disparaît au moment du sevrage ou du tarissement. Ainsi, à partir de l'ébauche formée pendant la période foetale, plusieurs types de tissus seront mis en place dans la glande mammaire au cours de la vie de la femelle. Tous ces tissus (épithéliaux, adipeux, vaisseaux sanguins, etc...) se développent et seront conservés pendant toute la vie, à l'exception du tissu épithélial lobuloalvéolaire dont la présence et le fonctionnement sont liés à un cycle de reproduction. L'ensemble de ces phénomènes est appelé *mammogénèse.*

A partir du moment où le tissu lobuloalvéolaire est formé pendant la gestation, l'unité fonctionnelle, qui est l'acinus, devient capable de synthétiser des éléments spécifiques du lait ; toutefois l'amplitude de ce phénomène reste limitée jusqu'au moment de la mise bas, période caractérisée par la mise en place d'une activité sécrétoire d'amplitude croissant très rapidement. L'ensemble de ce processus est appelé *lactogénèse.*

Après la mise-bas s'installe une production laitière régulière soutenue par la tétée ou la traite, c'est la lactation proprement dite ou la *galactopoièse.* Au moment du sevrage ou de l'arrêt de la traite, le tissu sécrétoire se détruit et disparaît ; cette période est appelée *involution* de la glande mammaire.

B - Fonctionnement de la glande mammaire

1) Structure de la mamelle

a) Le tissu lobuloalvéolaire ou parenchyme sécrétoire

Le parenchyme sécrétoire est constitué de canalicules ou galactophores drainant des alvéoles ou grappes d'alvéoles.

Les acini ou alvéoles sécrétoires constituent un ensemble spongieux, formé de vésicules de tailles variables, irrégulières, distendues par la sécrétion lactée lorsque la glande est prélevée avant la tétée. Ces vésicules comprennent de l'extérieur vers l'intérieur une couche de cellules basales formant une structure de soutien, plus ou moins fibrillaire et laissant passer vaisseaux et nerfs. On rencontre ensuite une fine couche de cellules myoépithéliales, formant une trame lâche autour de chaque alvéole.

Enfin, les cellules épithéliales, sécrétrices, cuboïdales, unistratifiées, sont situées au pourtour direct de la lumière alvéolaire.

Les canaux ou galactophores qui drainent les alvéoles, comprennent une couche de cellules basales constituées essentiellement de cellules myoépithéliales orientées dans la longueur. Entre ces cellules, on rencontre un tissu palissadique épithélial définissant la limite d'un espace creux constituant la lumière des canaux.

b) Le stroma

Ce tissu, insinué entre les parties sécrétoires, est un tissu conjonctif et adipeux avec des fibrocytes, fibres collagènes et vaisseaux, délimitant des lobes et des lobules de tissus sécrétoires. Il constitue la majorité du tissu des glandes non sécrétoires. Chez les femelles en lactation, il se réduit relativement au profit du parenchyme sécrétoire qui devient prépondérant. La vascularisation se développe abondamment lorsque la glande mammaire est en état de sécrétion. Les troncs nerveux accompagnent les troncs vasculaires ; ils sont d'origine inguinale chez la brebis et chez la chèvre.

c) Citerne et trayon

La citerne est une cavité anfractueuse, située entre la masse sécrétoire de la glande et le trayon ; elle permet, grâce à l'élasticité de ses parois, de stocker jusqu'à 60 à 70 p.100 du lait sécrété entre deux traites ou deux tétées.

Le trayon est un canal à parois fortement musclées (musculature lisse) dont l'orifice périphérique se termine par un sphincter élastique.

2) Fonctionnement de la mamelle

a) L'acinus

L'acinus est l'unité fonctionnelle, lieu de synthèse du lait. Les cellules disposées en monocouche prélèvent les éléments nécessaires au niveau des capillaires sanguins présents à la partie basale, synthétisent les protéines, les glucides et les

lipides spécifiques, modifient les concentrations en ions et excrètent ces produits au niveau de leur pole apical dans la lumière de l'alvéole.

b) La cellule épithéliale alvéolaire

La cellule alvéolaire a une fonction spécialisée qui se traduit par une structure spécifique. La cellule est polarisée avec une partie basale et une partie apicale. Sa structure interne, présence de mitochondries très développées, appareil de Golgi important, ergastoplasme abondant, traduit une activité synthétique élevée. La cellule alvéolaire est capable de synthétiser l'équivalent de son poids de protéines par jour, ce qui la place parmi les cellules les plus actives. Cette spécialisation et cette structure particulière expliquent que la cellule épithéliale de l'acinus mammaire ne se divise plus et est incapable de revenir à une structure moins différenciée. Ainsi lorsqu'elle a fini de fonctionner, elle est détruite.

c) Synthèse et sécrétion du lait

A partir des aminoacides sanguins, la cellule épithéliale synthétise les protéines du lait qui sont ensuite sécrétées selon un processus de pinocytose inverse. Les lipides synthétisés au niveau des membranes golgiennes sont sécrétés dans des vésicules de membranes. Ainsi les mécanismes de synthèse et de sécrétion impliquent un renouvellement continuel de la membrane plasmique au pole apical de la cellule. Le lactose, sucre spécifique du lait, est synthétisé au niveau de l'appareil de Golgi ; toutefois, une partie du lactose est synthétisée dans la lumière de l'alvéole.

I - La mammogénèse

La formation de l'ébauche mammaire chez le foetus est la première phase du développement de la mamelle pendant la vie de la femelle. Par la suite, les tissus épithéliaux des canaux mammaires et les tissus annexes se mettront en place pendant le début de la vie jusqu'au milieu de la première gestation, période où le tissu épithélial alvéolaire commence à se développer à son tour. La formation du parenchyme alvéolaire coïncide avec la gestation chez les ruminants.

A - Période foetale

Chez la plupart des Mammifères, un épaississement de l'ectoderme donne naissance à une crête mammaire ; ultérieurement cette crête se fragmente en ébauches individuelles qui bourgeonnent en s'invaginant dans le mésenchyme avoisinant. Le développement est essentiellement canaliculaire au milieu d'un ensemble adipeux.

La formation de l'ébauche mammaire dépend d'une action inductrice du mésoderme sous-jacent. Ainsi, chez la lapine, le mésoderme explanté le 12e jour de la vie foetale induit la formation d'une ébauche mammaire dans l'épiderme qui lui est associé *in vitro*. Les propriétés inductrices du mésoderme sont conservées 2 jours. Après induction, la formation de la crête mammaire est réalisée sans mitose, par une migration de cellules qui intervient à un moment précis de la vie foetale (le 17e jour chez la lapine). La nature du stimulus du mésoderme et le processus accompagnant le délai de réponse de l'épiderme sont inconnus.

La glande mammaire est sensible aux hormones pendant la vie foetale. Ainsi la testostérone foetale provoque la formation d'une ébauche mammaire de type mâle, c'est-à-dire atrophiée. L'hormone agit directement au niveau du mésenchyme. L'ébauche mammaire est sensible à l'action de la testostérone entre le 13e et le 15e jour de la vie foetale chez la lapine.

B - Période post-natale

1) De la naissance à la première gestation

Après la naissance, la croissance de la glande mammaire est considérée comme isométrique. Avant la puberté, la croissance canaliculaire est lente. Cette croissance mesurée par les variations du contenu en ADN est continue.

La croissance rapide lors de la puberté a été imputée à la production cyclique d'oestrogènes et de progestérone par l'ovaire. Chez la brebis et la chèvre, la phase lutéale du cycle est caractérisée par une progestéronémie élevée. Une croissance des canaux mammaires survient pendant la phase oestrogénique du cycle (mesurable par une augmentation du contenu mammaire en ADN) ; elle est suivie d'une régression pendant la phase lutéale.

2) Première gestation

Lorsque la gestation commence, la glande mammaire présente un aspect histologique généralement peu développé. Pendant la gestation, souvent au cours de la deuxième moitié, des bourgeons se forment à l'extrémité des canaux, puis des lobules se constituent à la place du tissu adipeux. Ainsi la phase de croissance active de la glande mammaire se situe pendant le dernier tiers de la gestation. Cette période de croissance est contemporaine de la mise en place des premières activités sécrétoires des cellules épithéliales mammaires - présence de lactose dans les extraits mammaires, le 95e jour chez la brebis-. Chez la brebis, la croissance de la glande mammaire est pratiquement complète au moment de la parturition ; le contenu en ADN de la glande mammaire représente 95 p.100 du maximum mesuré le 30e jour de la lactation (fig. 1). Chez la chèvre, les premières alvéoles mammaires apparaissent vers le 70e jour de la gestation et, comme chez la brebis, la glande mammaire est complètement développée au moment du chevrotage.

C - Contrôle hormonal de la croissance de la glande mammaire

La formation des alvéoles mammaires est contemporaine de changements endocriniens caractéristiques de la gestation : augmentation des concentrations plasmatiques des oestrogènes, de la prolactine, de l'hormone placentaire lactogène; présence d'une progestéronémie élevée (fig. 2).

1) Les oestrogènes et la progestérone

L'addition d'oestradiol 17 β et de progestérone pendant 2 jours dans un milieu de culture est absolument nécessaire pour obtenir la formation des alvéoles dans des explants de tissu mammaire de brebis.

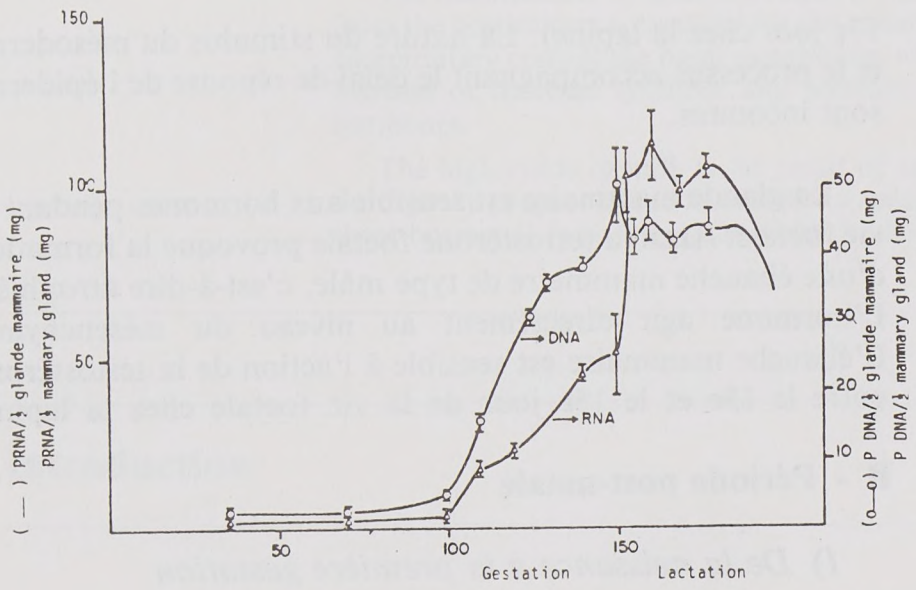


FIG. 1 : Mesure quantitative du développement (contenu en DNA) et de l'activité synthétique (contenu en RNA) de la glande mammaire de la brebis pendant la gestation et la lactation

Quantitative estimation of mammary gland growth (DNA content) and synthetic activity (RNA content) during pregnancy and lactation in the sheep

L'administration d'oestradiol 17 β et de progestérone, pendant 7 jours, à des brebis et à des chèvres nullipares ou multipares taries est absolument nécessaire pour obtenir la formation des alvéoles mammaires.

Ces résultats expérimentaux témoignent du rôle nécessaire des stéroïdes d'origine ovarienne et foetoplacentaire pour assurer la croissance de la glande mammaire pendant la gestation. Ainsi, par l'action nécessaire des oestrogènes, l'activité endocrine de l'unité foetoplacentaire est à l'origine de la mise en place de la structure lobuloalvéolaire de la mamelle.

2) *La prolactine*

La présence de la prolactine dans les milieux de culture, après action de l'oestradiol 17 β et de la progestérone, est nécessaire pour que les alvéoles se forment dans les explants de tissus mammaires de brebis.

Après administration d'oestradiol 17β et de progestérone à des brebis et à des chèvres non gravides, une diminution brutale de la prolactinémie s'oppose à la formation des alvéoles mammaires.

Ces observations montrent que la prolactine est nécessaire pour que la structure alvéolaire de la mamelle soit mise en place pendant la gestation. Les stéroïdes ovariens et foetoplacentaires et la prolactine constituent donc la séquence hormonale responsable de la croissance de la glande mammaire.

Des études sur le mécanisme d'action de ces hormones sur le tissu mammaire montrent que la prolactine assure la multiplication des cellules épithéliales mammaires et que cette action n'est possible qu'après stimulation des cellules des canaux mammaires par l'oestradiol 17β et la progestérone. En plus de cet effet direct au niveau de la cellule mammaire, il est admis que les stéroïdes provoquent la synthèse de facteurs de croissance au niveau d'autres organes, lesquels facilitent l'action de la prolactine.

La nature exacte du mécanisme d'action des stéroïdes, ainsi que celle des facteurs de croissance est inconnue à l'heure actuelle. Des recherches sur ces phénomènes de contrôle hormonal de la différenciation cellulaire sont poursuivies. La connaissance de la nature moléculaire de l'action différenciatrice permettra de relier quantitativement l'effet des hormones et l'importance du développement de la mamelle, donc de la production laitière.

3) *L'hormone placentaire lactogène*

Chez la brebis et la chèvre, le placenta synthétise et sécrète une hormone protéique qui agit sur la cellule mammaire comme la prolactine. Cette hormone a donc été appelée hormone placentaire lactogène.

La suppression presque totale de la sécrétion de la prolactine par l'antéhypophyse, pendant la deuxième moitié de la gestation, ne s'oppose pas au développement de la glande mammaire de la brebis. Ce résultat expérimental témoigne d'un rôle mammogène de l'hormone placentaire lactogène.

Toutefois les résultats d'études récentes montrent que l'hormone placentaire lactogène n'a pas de récepteurs sur la cellule mammaire de la brebis (alors qu'elle en a sur la cellule hépatique et la cellule de différents tissus adipeux).

L'hormone placentaire lactogène induirait au niveau de certains tissus-cibles (le foie, par exemple) la production de facteurs de croissance spécifiques pour la cellule mammaire.

4) *Hormones du métabolisme général*

La croissance mammaire, comme le déroulement de la gestation, nécessite la présence d'un ensemble d'hormones non spécifiques, mais néanmoins nécessaires car elles participent aux processus métaboliques généraux de l'organisme.

Ainsi les hormones surrénaliennes (corticostérone, cortisone, aldostérone) ne semblent pas agir seules sur la croissance mammaire, mais interviennent en synergie avec les stéroïdes ovariens. Leur absence entraîne toujours une déficience mammaire appréciable et un état général perturbé.

Le rôle de l'insuline a été également mis en évidence. L'insuline agit en stimulant les activités enzymatiques intervenant dans la glycolyse et dans le cycle des pentoses. L'insuline intervient également en favorisant la pénétration intracellulaire des acides aminés.

La thyroxine qui n'a pas d'effet mammogène lorsqu'elle est seule, est efficace en synergie avec les oestrogènes et la progestérone dont elle potentialise les effets.

Enfin, l'hormone de croissance, toujours présente au cours de la gestation, vient compléter cet ensemble des hormones métaboliques qui, bien que non spécifiques, interviennent toutes simultanément et en synergie avec les hormones spécifiques de la gestation pour participer à la mise en évidence des potentialités de croissance mammaire.

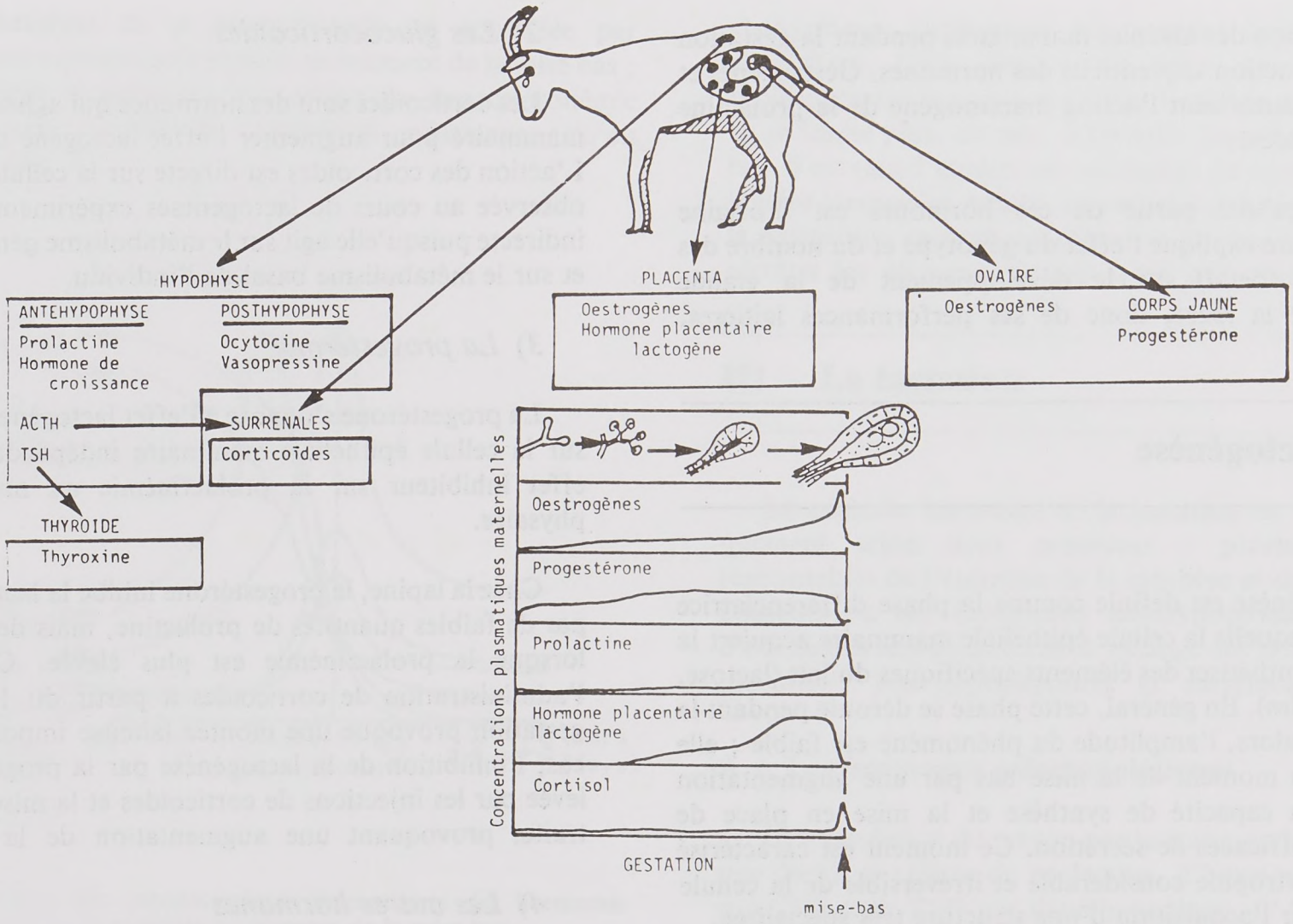


FIG. 2 : Contrôle hormonal de la formation de la structure lobuloalvéolaire pendant la gestation

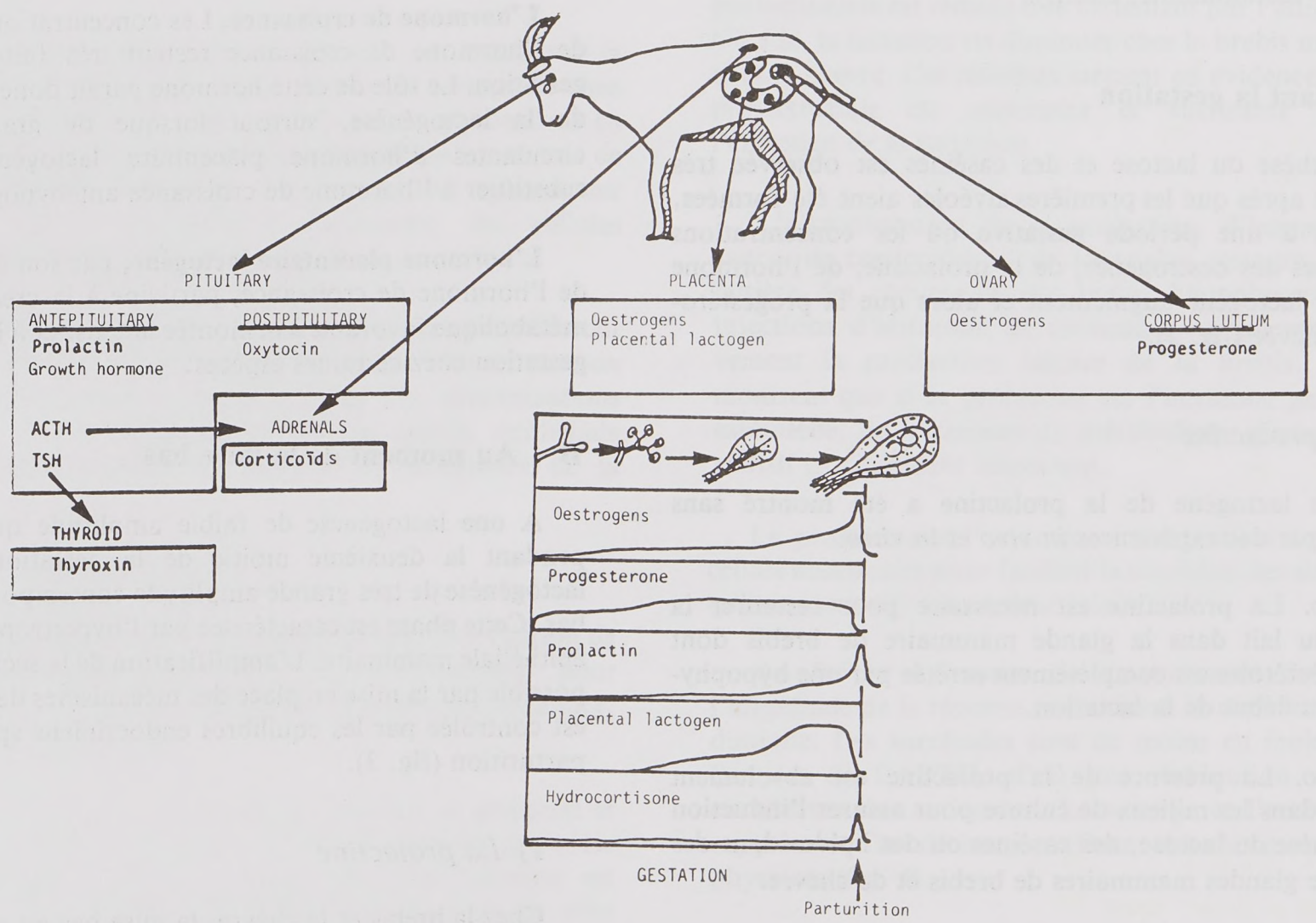


FIG. 2 : Hormonal control of the lobulalveolar structure formation during pregnancy

La formation des alvéoles mammaires pendant la gestation dépend d'une action séquentielle des hormones. Oestrogènes et progestérone autorisent l'action mammogène de la prolactine et des corticoïdes.

Le fait qu'une partie de ces hormones est d'origine foetoplacentaire explique l'effet du génotype et du nombre des foetus (effet foetal) sur le développement de la glande mammaire de la mère, donc de ses performances laitières.

II - La lactogénèse

La lactogénèse est définie comme la phase différenciatrice au cours de laquelle la cellule épithéliale mammaire acquiert la capacité de synthétiser des éléments spécifiques du lait (lactose, caséines, lipides). En général, cette phase se déroule pendant la gestation et, alors, l'amplitude du phénomène est faible ; elle se termine au moment de la mise bas par une augmentation brutale de la capacité de synthèse et la mise en place de mécanismes efficaces de sécrétion. Ce moment est caractérisé par une hypertrophie considérable et irréversible de la cellule alvéolaire, par l'acquisition d'une structure très spécialisée.

La mesure quantitative de ces phénomènes est réalisée par la mesure des variations des concentrations en lactose et en acides nucléiques de la glande mammaire (fig. 1) ainsi que par l'acquisition de la capacité à synthétiser les protéines du lait (caséines, α lactalbumine, etc....).

A - Pendant la gestation

La synthèse du lactose et des caséines est observée très rapidement après que les premières alvéoles aient été formées, c'est-à-dire à une période gestative où les concentrations plasmatiques des oestrogènes, de la prolactine, de l'hormone placentaire lactogène augmentent et alors que la progestéronémie est élevée (fig. 2).

1) La prolactine

Le rôle lactogène de la prolactine a été montré sans ambiguité par des expériences *in vivo* et *in vitro*.

In vivo. La prolactine est nécessaire pour restaurer la synthèse du lait dans la glande mammaire de brebis dont l'activité sécrétoire est complètement arrêtée par une hypophysectomie au début de la lactation.

In vitro. La présence de la prolactine est absolument nécessaire dans les milieux de culture pour assurer l'induction de la synthèse du lactose, des caséines ou des lipides dans des explants de glandes mammaires de brebis et de chèvre.

Dans tous les cas, *in vivo* et *in vitro*, la prolactine seule est nécessaire mais souvent non suffisante ; ainsi l'association avec d'autres hormones (corticoïdes, hormone de croissance thyroxine) augmente significativement l'amplitude de la réponse lactogène obtenue avec l'hormone antéhypophysaire seule.

2) Les glucocorticoïdes

Les corticoïdes sont des hormones qui agissent sur la cellule mammaire pour augmenter l'effet lactogène de la prolactine. L'action des corticoïdes est directe sur la cellule puisqu'elle est observée au cours de lactogénèses expérimentales *in vitro* et indirecte puisqu'elle agit sur le métabolisme général des cellules et sur le métabolisme basal de l'individu.

3) La progestérone

La progestérone s'oppose à l'effet lactogène de la prolactine sur la cellule épithéliale mammaire indépendamment de son effet inhibiteur sur la prolactinémie au niveau antéhypophysaire.

Chez la lapine, la progestérone inhibe la lactogénèse induite par de faibles quantités de prolactine, mais devient inefficace lorsque la prolactinémie est plus élevée. Chez la brebis, l'administration de corticoïdes à partir du 120e jour de la gestation provoque une montée laiteuse importante. Dans ce cas, l'inhibition de la lactogénèse par la progestérone semble levée par les injections de corticoïdes et la mise en route de la traite, provoquant une augmentation de la prolactinémie.

4) Les autres hormones

Les oestrogènes. En dehors de leur action au niveau antéhypophysaire pour moduler la prolactinémie, les oestrogènes ne semblent pas avoir d'effet direct sur la cellule épithéliale mammaire au cours de la lactogénèse pendant la gestation.

L'hormone de croissance. Les concentrations plasmatiques de l'hormone de croissance restent très faibles pendant la gestation. Le rôle de cette hormone paraît donc limité au cours de la lactogénèse, surtout lorsque de grandes quantités circulantes d'hormone placentaire lactogène peuvent se substituer à l'hormone de croissance antéhypophysaire.

L'hormone placentaire lactogène, par son effet mimétique de l'hormone de croissance, participe à la création d'un état métabolique favorable à la montée laiteuse et à l'anabolisme de gestation chez certaines espèces.

B - Au moment de la mise bas

A une lactogénèse de faible amplitude qui a pris place pendant la deuxième moitié de la gestation succède une lactogénèse de très grande amplitude contemporaine de la mise bas. Cette phase est caractérisée par l'hypertrophie de la cellule épithéliale mammaire. L'amplification de la sécrétion lactée est possible par la mise en place des mécanismes de sécrétion ; elle est contrôlée par les équilibres endocriniens spécifiques de la parturition (fig. 3).

1) La prolactine

Chez la brebis et la chèvre, la mise bas est caractérisée par une forte augmentation de la prolactinémie. La suppression de la sécrétion de la prolactine au niveau antéhypophysaire entraine une absence de montée laiteuse, ce qui témoigne du rôle fondamental de cette hormone au moment de la mise en place de la lactation.

L'augmentation de la prolactinémie est contrôlée par l'équilibre oestroprogestatif présent au moment de la mise bas ; les oestrogènes augmentent et surtout la progestéronémie s'effondre avec l'arrêt des sécrétions ovariennes et/ou placentaires (fig. 3).

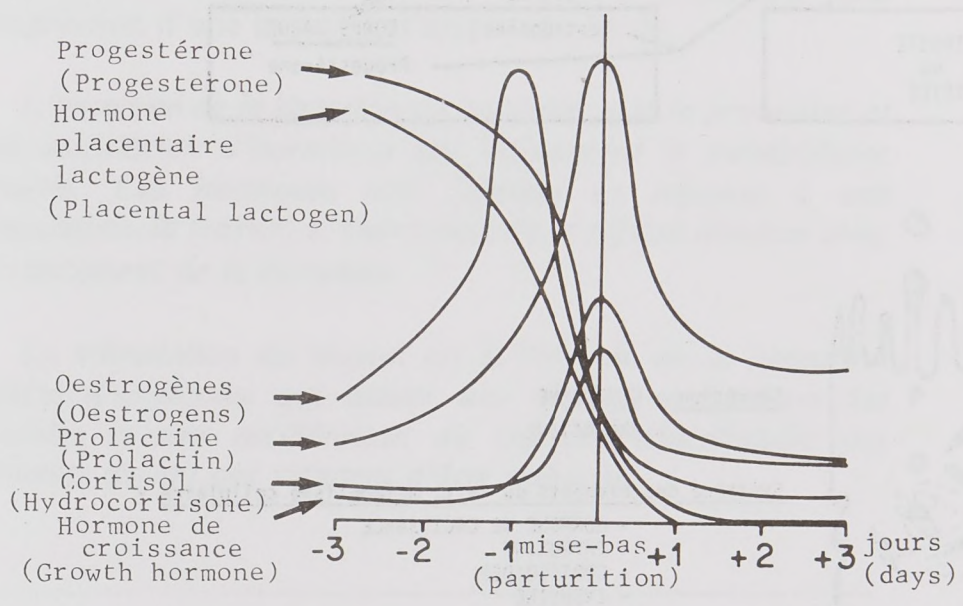


FIG. 3 : Variation des concentrations plasmatiques des hormones pendant la lactogénèse au moment de la mise-bas

Evolution of plasma levels of hormones during lactogenesis at parturition

2) Les stéroïdes ovariens et foetoplacentaires

Les oestrogènes interviennent surtout en modulant la prolactinémie, toutefois une action directe au niveau du tissu alvéolaire est possible. Il a été montré que les oestrogènes en quantités élevées provoquent une rétention d'eau au niveau de la cellule épithéliale mammaire. Les oestrogènes agissent sur l'acquisition de la sensibilité à l'ocytocine des cellules myoépithéliales bordant les alvéoles.

La diminution brutale de la progestéronémie est un élément essentiel du contrôle endocrinien de la montée laiteuse par son effet sur l'antéhypophyse (augmentation des concentrations plasmatiques de la prolactine) et sur la cellule épithéliale mammaire (augmentation du nombre de récepteurs de la prolactine).

3) Les autres hormones

D'autres hormones interviennent pour amplifier l'action de la prolactine, notamment celles qui interviennent pour influencer le métabolisme (corticoïdes, hormone de croissance, thyroxine, prostaglandines).

La lactogénèse de faible amplitude pendant la gestation et de grande amplitude au moment de la mise bas est contrôlée par la *prolactine*. L'action lactogène de cette hormone est modulée par d'autres facteurs endocriniens qui ont un effet additif (corticoïdes, hormone de croissance, hormone placentaire lactogène, thyroxine) ou un effet négatif (progestérone).

L'amplitude de la lactation, liée à la capacité de synthèse et de sécrétion de chaque cellule alvéolaire dépend des changements hormonaux très rapides contemporains de la parturition. Cette période est donc très critique pour la production laitière au cours de la lactation qui suit. Comme il ne se forme plus, ou peu, d'alvéoles mammaires après la mise bas, il est vain d'espérer un rattrapage du niveau de production laitière lorsque les cellules épithéliales présentes au moment de la parturition ne sont pas stimulées de façon à synthétiser et à sécréter les éléments du lait avec une amplitude optimum.

III - La lactation

Le contrôle hormonal de la lactation est réalisé schématiquement selon deux processus : présence d'hormones responsables de l'entretien de la synthèse et de la sécrétion des éléments du lait (hormones antéhypophysaires) ; présence d'hormones responsables de la vidange des alvéoles mammaires (hormones post hypophysaires et surrénaliennes) (fig. 4).

A - Les hormones galactopoiétiques

La stimulation du trayon par la traite ou la tétée provoque une décharge réflexe de prolactine, d'hormone de croissance, d'ACTH et de TSH par l'antéhypophyse. L'ACTH et la TSH sont des hormones qui stimulent la sécrétion des corticoïdes par les surrénales et de la thyroxine par la thyroïde, respectivement.

L'hypophysectomie pendant la lactation provoque l'arrêt de la production laitière chez la chèvre et la brebis. Lorsque la prolactinémie est réduite très fortement par l'administration de CB 154, la lactation est diminuée chez la brebis mais maintenue chez la chèvre. Ces résultats mettent en évidence qu'une faible prolactinémie est nécessaire et suffisante pour assurer l'entretien de la lactation.

L'administration de la prolactine, d'hormone de croissance, de corticoïdes et de thyroxine restaure la production laitière des chèvres et des brebis hypophysectomisées. Des injections d'hormone de croissance augmentent significativement la production laitière de la brebis. Ces résultats montrent que si la prolactine est l'hormone galactopoïétique essentielle, les hormones du métabolisme général ont un rôle additif extrêmement important.

La prolactine et l'ocytocine interviennent au niveau de la cellule mammaire pour faciliter la sécrétion des éléments du lait qui viennent d'y être synthétisés.

Au fur et à mesure de l'avancement de la lactation, l'amplitude de la réponse endocrine à la stimulation du trayon diminue. Les surrénales sont de moins en moins sensibles à l'action de l'ACTH, d'où une diminution des quantités circulantes de corticoïdes. Le sevrage et l'arrêt de la traite suppriment la décharge réflexe des hormones antéhypophysaires (fig. 4).

L'amplitude de la lactation diminue non seulement parce que chaque cellule alvéolaire synthétise moins de lait mais surtout parce que le nombre de ces cellules diminue. Ainsi, chez la brebis, la courbe de production laitière est superposable à celle du contenu en ADN de la glande mammaire.

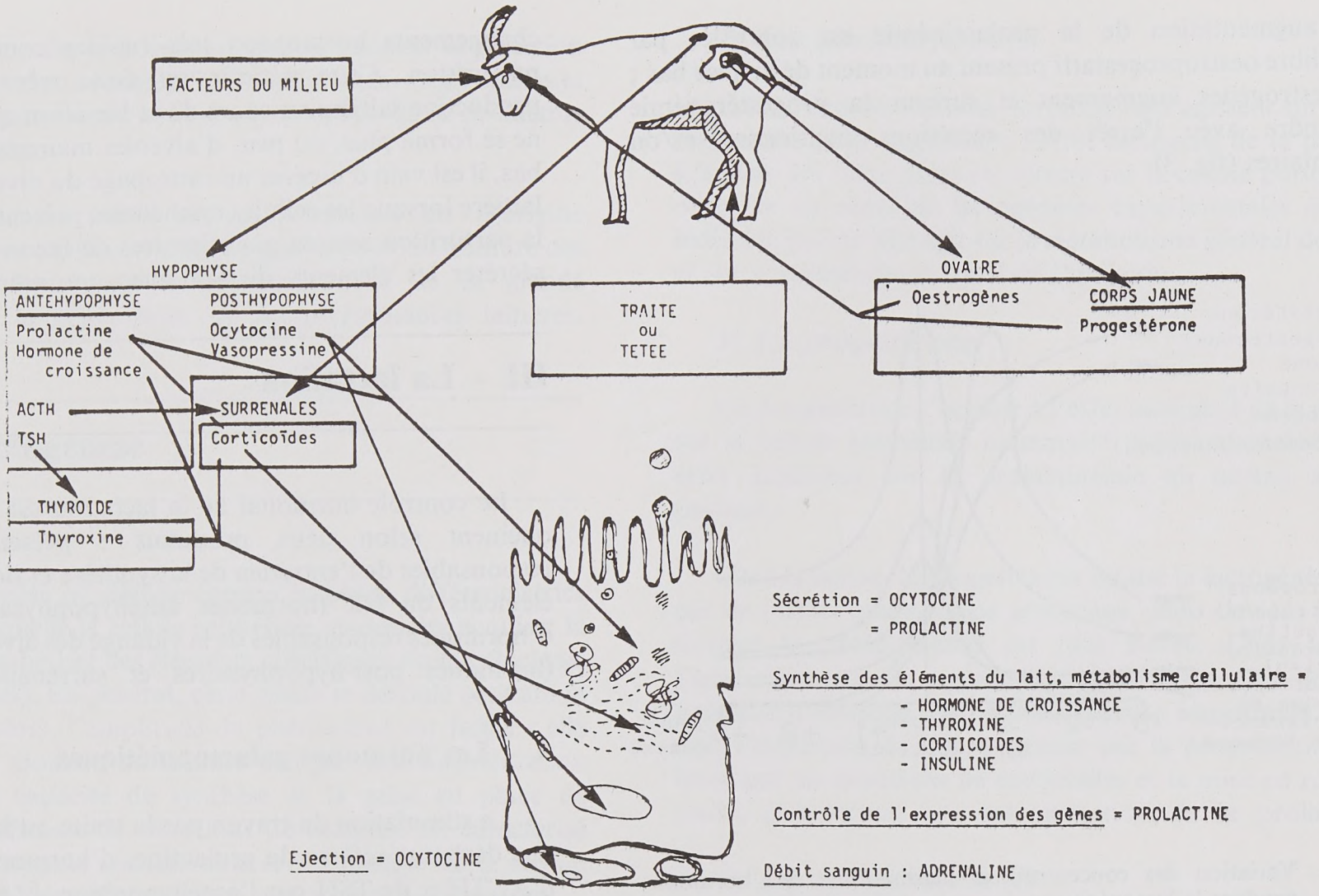


FIG. 4 : Contrôle hormonal de l'entretien de la lactation

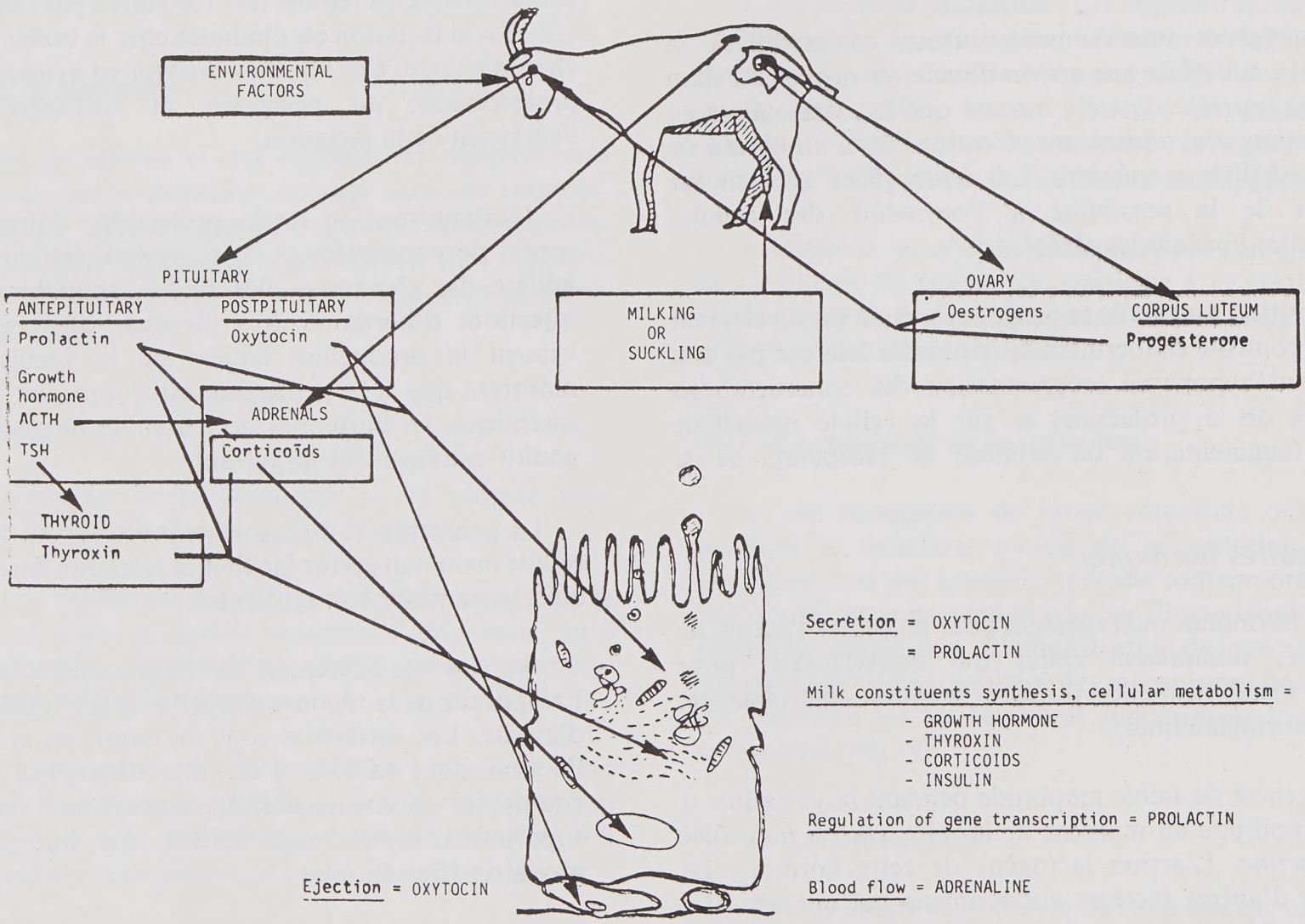


FIG. 4 : Hormonal control of milk synthesis and secretion

B - Le réflexe neuroendocrinien d'éjection du lait

La stimulation du trayon provoque, au niveau de la post hypophyse, une décharge d'ocytocine, hormone qui provoque la contraction des cellules myoépithéliales entourant chaque alvéole. En assurant une bonne vidange des lumières des alvéoles et en évitant l'accumulation du lait dans les cellules épithéliales, l'ocytocine est une hormone essentielle pour l'expression d'une lactation d'amplitude élevée.

L'entretien de la lactation est contrôlé par la prolactine et une association d'hormones qui influencent le métabolisme général. Ces hormones sont libérées en réponse à une stimulation du trayon. L'expression de ce réflexe diminue avec l'avancement de la lactation.

La stimulation du trayon est à l'origine de la libération réflexe d'ocytocine qui assure une vidange mécanique des alvéoles et une accélération du transit intracellulaire des éléments du lait qui viennent d'être élaborés.

IV - Importance relative des paramètres physiologiques de la production laitière

L'ensemble des connaissances rapporté précédemment conduit à la notion que la production laitière dépend de facteurs endocriniens et de facteurs du milieu. L'importance relative de ces deux groupes de facteurs varie au cours d'un cycle de reproduction. Ainsi, les facteurs endocriniens ont un rôle déterminant au cours de la formation des alvéoles mammaires alors que les facteurs du milieu ont un rôle majeur dans l'amplitude de la sécrétion lactée.

A - Les facteurs endocriniens

Le nombre de cellules épithéliales de l'ébauche mammaire foetale est le premier facteur limitant de la production laitière puisque l'aptitude laitière de la femelle au cours de ses différents cycles de reproduction est due à l'utilisation d'une partie de ces cellules comme cellules souches. Le mécanisme de la formation de l'ébauche mammaire foetale et les facteurs qui la contrôlent étant très mal connus, il est difficile de connaître l'importance relative de cette première étape par rapport aux étapes morphogénétiques suivantes.

Au cours de la gestation, l'induction de la formation de la structure lobuloalvéolaire dépend exclusivement d'hormones et de facteurs de croissance. Ces équilibres endocriniens ne sont pas modifiés par certains facteurs du milieu (photopériode, par exemple).

Une meilleure connaissance des facteurs de croissance spécifiques de cellule épithéliale mammaire doit permettre de préciser des critères de sélection plus fins que ceux utilisés à l'heure actuelle. L'étude des facteurs hormonaux et leur mécanisme d'action contrôlant le développement de la glande mammaire de lignées d'animaux à aptitude laitière différente génétiquement établie doit apporter une contribution notable à la solution de ce problème.

La montée laiteuse dépend de facteurs endocriniens qui sont dans l'ensemble bien connus ; elle dépend aussi de l'état métabolique de la femelle au moment de la naissance du jeune. Sauf en cas de présence de niveaux d'hormones lactogènes très bas et d'une mauvaise mise en place du réflexe d'éjection, la montée laiteuse est essentiellement corrélée à l'état métabolique établi pendant la fin de la gestation.

B - Les facteurs du milieu

A partir du début de la lactation, les facteurs du milieu ont une importance relative plus considérable que les facteurs endocriniens. Au niveau de la cellule épithéliale mammaire, l'action des hormones qui contrôlent le métabolisme des hommes (hormone de croissance, hormones thyroïdiennes, surrénaliennes) est prépondérante. Les concentrations plasmatiques de ces hormones sont modulées par l'état métabolique de la femelle, lui-même corrélé aux conditions nutritionnelles, climatique et pathologiques.

La diminution des concentrations plasmatiques de l'hormone de croissance lorsque la durée d'éclairement journalière et la température diminuent réduit la persistance de la lactation.

En conclusion, l'obtention des femelles à haut potentiel laitier est fondée, à l'heure actuelle, sur la sélection correspondant à des paramètres endocriniens qui ont un rôle majeur sur le développement de la mamelle et sur celle correspondant à des paramètres métaboliques dépendant de facteurs du milieu qui contrôlent le fonctionnement de la mamelle. Une plus grande efficacité de la sélection sera réalisée lorsque les deux composantes de cette sélection pourront être analysées séparément.

Références bibliographiques

- Articles généraux

LARSON B.L., SMITH V.R., 1974. Lactation, a comprehensive treatise, vol. I, II, III, IV, Academic Press, New-York, London.

COWIE A.T., FORSYTH I.A., HART I.C., 1980. Hormonal control of lactation. Monographs on Endocrinology, vol. 15. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New-York.

DELOUIS C., 1980. La lactation chez la chèvre. *L'élevage bovin, ovin, caprin,* **97**, 47-52.

MARTINET J., HOUDEBINE L.M., 1982. La lactation. *La Recherche,* **13**, 300-310.

- Histologie embryologie

TURNER C.W., 1952. The mammary gland. vol. I. The anatomy of the udder of cattle and domestic animals. Lucas Brothers Publishers, Columbia, Missouri.

MARTINET L., 1962. Embryologie de la mamelle chez le mouton. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.,* **2**, 175-184.

- Croissance de la mamelle

JEULIN-BAILLY C., DELOUIS C., DENAMUR R., 1973. Influence de l'oestradiol 17β et de la progestérone au cours de l'induction par la prolactine et l'hormone de croissance de la différenciation lobulo-alvéolaire du tissu mammaire de brebis gestante : étude en culture organotypique. *C.R. Acad. Sci.,* (Paris), **277**, 2525-2528.

DELOUIS C., DJIANE J., HOUDEBINE L.M., TERQUI M., 1980. Relation between hormones and mammary gland function. *J. Dairy Sci.,* **63**, 1492-1513.

DJIANE J., KANN G., 1975. Mise en évidence de l'activité lactogène et mesure dans le sérum de l'activité prolactinique du placenta chez la brebis au cours de la gestation. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), **280,** 2785-2788.

- Lactogénèse

DENAMUR R., 1971. Review of the progress of dairy science. Section A Physiology. Hormonal control of lactogenesis. *J. Dairy Res.,* **38,** 237-264.

DENAMUR R., GAYE P., HOUDEBINE L.M., BOUSQUET M., DELOUIS C., 1972. Influence of hypophysectomy during lactation on nucleic acids, ribosomes and ultrastructure of the mammary gland of the ewe. *Gen. Comp. Endocr.,* **18**, 534-544.

KANN G., CARPENTIER M.C., FEVRE J., MARTINET J., 1978. Lactation and prolactin in sheep. Role of prolactin in initiation of milk secretion. In *''Progress in Prolactin Physiology and Pathology''*. C. Robyn et M. Harter, eds., Elsevier, North Holland, Biomedical Press, p. 201-212.

- Entretien de la lactation

MARTAL J., 1975. Effets de la traite sur le taux plasmatique de l'hormone somatotrope chez la brebis et chez la chèvre. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), **280,** 197-200.

MARTAL J., 1975. Variations des taux plasmatiques de l'hormone somatotrope au cours de la journée chez la chèvre en lactation ou tarie. *C.R. Acad. Sci.,* (Paris), **280,** 2357-2360.

KANN G., HABERT R., MEUSNIER C., RYNIEWICZ S., 1977. Prolactin release in response to nursing or milking stimulus in the ewe. Is it mediated by thyrotropin releasing hormone ? *Ann. Biol. anim. Biochim., Biophys.,* **17**, 441-452.

MARTINET J., RICHARD P., 1975. Le réflewe d'éjection du lait chez la brebis et chez la chèvre. *Ann. Zootech.,* numéro hors série, 29-49.

OLLIVIER-BOUSQUET M., 1976. Endocrinologie. Effet de l'ocytocine *in vitro* sur le transit intracellulaire et la sécrétion des protéines du lait. *C.R. Acad. Sci.,* (Paris), **282,** 1433-1436.

OLLIVIER-BOUSQUET M., 1978. Early effects of prolactin on lactating rabbit mammary gland. Ultrastructural changes and stimulation of casein secretion. *Cell. Tiss. Res.,* **187**, 25-43.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 37-64

Particularités du métabolisme énergétique

Y. CHILLIARD*, B. REMOND*, D. SAUVANT**, M. VERMOREL***

* *Laboratoire de la Lactation*
** *Département des Sciences animales, INA-PG, 16 rue Claude Bernard 75005 Paris*
*** *Laboratoire d'Etude du Métabolisme énergétique*

Résumé

Cette revue bibliographique qui inclut les résultats non publiés obtenus à l'INRA sur la vache et la chèvre laitières, tente de préciser les influences respectives du niveau ou du potentiel de production laitière d'une part, et de la valeur alimentaire des rations d'autre part, sur les métabolismes énergétique, lipidique et glucidique des fortes productrices de lait.

L'amplitude et la durée de la mobilisation des réserves corporelles en début de lactation, mesurées sur animaux abattus ou *in vivo* par différentes méthodes, augmentent avec le niveau de production laitière et le degré de sous-alimentation, et varient avec la composition des rations. La vache laitière mobilise de 10-20 à plus de 60 kg de lipides en début de lactation, et 0 à 15 kg de protéines corporelles. Plus des 2/3 des quantités mobilisées semblent l'être pendant les 3 premières semaines.

Les changements métaboliques (tissu adipeux, foie, mamelle) et hormonaux observés en début de lactation sont exacerbés chez les fortes productrices, ce qui leur permet de s'adapter au décalage croissant existant à ce stade entre les besoins des animaux et leurs capacités d'ingestion et de digestion. Les interrelations entre les métabolismes lipidiques et glucidiques se traduisent notamment par une épargne importante de glucose lorsque celui-ci est le facteur limitant du potentiel sécrétoire mammaire. Les variations individuelles (héritables?) de ces phénomènes sont encore mal connues.

L'efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable ne semble pas varier beaucoup avec le niveau de production des animaux. Par contre, les variations au cours de la lactation du partage des nutriments entre le lait et les réserves corporelles sont exacerbées chez les fortes productrices en raison de la nécessité de reconstituer les réserves mobilisées en début de lactation. Ce phénomène est en outre influencé par la composition des rations (équilibre entre les différents nutriments absorbés).

Les conséquences possibles de ces différents aspects sur la sélection et la conduite alimentaire des fortes productrices sont discutées.

Summary

Peculiarities of energy metabolism in high yielding dairy ruminants

This review attempts to determine the respective effects of milk production level or potential and diet feeding value on energetic, lipidic and glucidic metabolisms in high yielding dairy ruminants. Unpublished results from INRA on dairy cows and goats are included.

The extent and the duration of body reserve mobilization measured after slaughtering or on living animals by different methods increased with milk production level and with degree of underfeeding, in interaction with diet composition. Dairy cows in early lactation mobilized from 10-20 to more than 60 kg of body lipids, and 0-15 kg of body protein. More than 2/3 of this mobilization occurred during the first 3 weeks.

Metabolic (adipose tissue, liver and mammary gland) and endocrine changes occuring after parturition were exacerbated in high producers, there by permitting them to adapt to increasing differences between animal needs and their ingestive and digestive capacities, at this stage. The reciprocal relationship between lipidic and glucidic metabolisms could have an important glucose sparing effect, in cases where this nutrient limits mammary secretory potential. Individual (inherited?) variations of these occurences are not well documented.

Efficiency of metabolisable energy utilization did not seem to change with milk production level. However, during lactation, the changes of the nutrient partition between milk secretion and body store deposition were exacerbated in high producers because of the need to reconstitute body reserves that were mobilized in early lactation. This was also influenced by diet composition (balance between absorbed nutrients).

Possible consequences of these different aspects on the selection and feeding strategy of high producing dairy animals are discussed.

Les caractéristiques du métabolisme énergétique du ruminant laitier, son évolution au cours du cycle gestation-lactation, ses régulations et ses facteurs de variation intrinsèques et extrinsèques ont fait l'objet de plusieurs revues bibliographiques auxquelles le lecteur pourra se référer (BALDWIN et SMITH, 1971 ; JOURNET et REMOND, 1978 ; VAN ES et VAN DER HONING 1979 ; BALDWIN *et al.*, 1980 ; BAUMAN et CURRIE, 1980 ; EMERY, 1980 ; SAUVANT et CHILLIARD, 1980 ; TYRRELL, 1980 ; VERNON, 1980 ; OLDHAM et PARKER, 1981 ; TRENKLE, 1981 ; BINES et HART, 1982 ; CHILLIARD *et al.*, 1983). Dans cette revue, nous avons essayé de rassembler les données existantes relatives à l'influence du niveau et/ou du potentiel de production laitière sur ce métabolisme, afin de mieux caractériser les fortes productrices. La période du début de lactation a été privilégiée en raison de son importance physiologique, technique et économique, qui a motivé de nombreuses études.

En effet, le ruminant laitier fort producteur est confronté en début de lactation à une exportation massive de lipides, de protéines et de lactose par la mamelle, représentant en termes d'énergie nette 2 à 3 fois le besoin de l'animal à l'entretien pour des vaches produisant 25 à 35 kg de lait par jour. On a ainsi pu dire qu'à ce stade physiologique l'organisme entier devient un ''appendice'' de la glande mammaire, orientant l'activité des autres tissus et organes pour soutenir la sécrétion lactée (tabl. 1). Ceci se traduit notamment par une mobilisation des réserves lipidiques et éventuellement protéiques, et par une augmentation de la production hépatique de glucose, en raison de l'incapacité dans laquelle se trouve l'animal d'accroître assez rapidement sa capacité d'ingestion (cf. article de M. JOURNET) pour couvrir ses dépenses d'entretien et de production laitière (fig. 1), notamment énergétiques.

La recherche et la hiérarchisation des facteurs limitants du métabolisme énergétique de la femelle forte productrice de lait peut s'effectuer à la fois au niveau de l'organisme animal et au niveau de la ration :

1°) Comment l'organisme fait-il face au déficit énergétique important du début de lactation tout en maintenant la composition du lait dans une plage de variation assez étroite ? Deux métabolismes posant des problèmes différents (mais non indépendants) seront considérés :

- le métabolisme lipidique d'une part, du fait que les réserves mobilisées sont essentiellement constituées de lipides, stockés après transformation des excédents d'énergie ingérés en fin de lactation ou pendant la période sèche ;

- le métabolisme glucidique d'autre part, puisque le besoin en glucose augmente linéairement avec la quantité de lait (de lactose) produite (fig. 2). Toutefois, en raison de la quasi inexistence de réserves glucidiques mobilisables et de la faible part du glucose dans les nutriments absorbés, le ruminant laitier doit recourir à des mécanismes de synthèse (néoglucogénèse) ou d'épargne du glucose, de façon à maintenir la glycémie dans une plage compatible avec le bon fonctionnement de l'organisme.

2°) Quelle influence sur ces métabolismes peuvent avoir les grands types de rations que les fortes productrices sont amenées à ingérer abondamment ? En effet, les quantités et l'équilibre des nutriments absorbés peuvent modifier sensiblement l'utilisation métabolique de l'énergie ingérée et constituer ainsi un facteur limitant de la production de lait. Il s'agit donc d'essayer d'apporter une réponse à la question : quelle énergie pour les fortes productrices de lait ?

TABLEAU 1

Liste partielle des changements métaboliques associés avec la lactogénèse chez les ruminants (d'après BAUMAN et CURRIE, 1980)

A partial list of the metabolic changes associated with lactogenesis in ruminants

Fonction physiologique *Physiological function*	Changements métaboliques *Metabolic changes*	Tissus impliqués *Tissues involved*
Synthèse du lait *Milk Synthesis*	Utilisation des nutriments ▲ *Use of nutrients*	Mamelle *Mammary*
Métabolisme lipidique *Lipid metabolism*	Lipolyse ▲ et lipogénèse ▼ *Lipolysis and lipogenesis* Cetogénèse, lipotropie et stéatose ▲ *Ketogenesis, lipid output and steatosis*	Tissu adipeux *Adipose tissue* Foie *Liver*
Métabolisme glucidique *Glucose metabolism*	Néoglucogénèse et glycogénolyse ▲ *Gluconeogenesis and glycogenolysis* Utilisation de glucose ▼ et utilisation des lipides ▲ *Use of glucose and use of lipids* comme source d'énergie *as energy source*	Foie *Liver* Différents tissus *Body tissues*
Métabolisme protéique *Protein metabolism*	Mobilisation des réserves protéiques ▲ *Mobilization of protein reserves*	Muscles et autres tissus *Muscle and other tissues*
Métabolisme minéral *Mineral metabolism*	Absorption et mobilisation du calcium ▲ *Absorption and mobilization of calcium* Métabolisme de la vitamine D ▲ *Vitamin D metabolism*	Foie, rein, intestin et os *Liver, kidney, gut and bone*

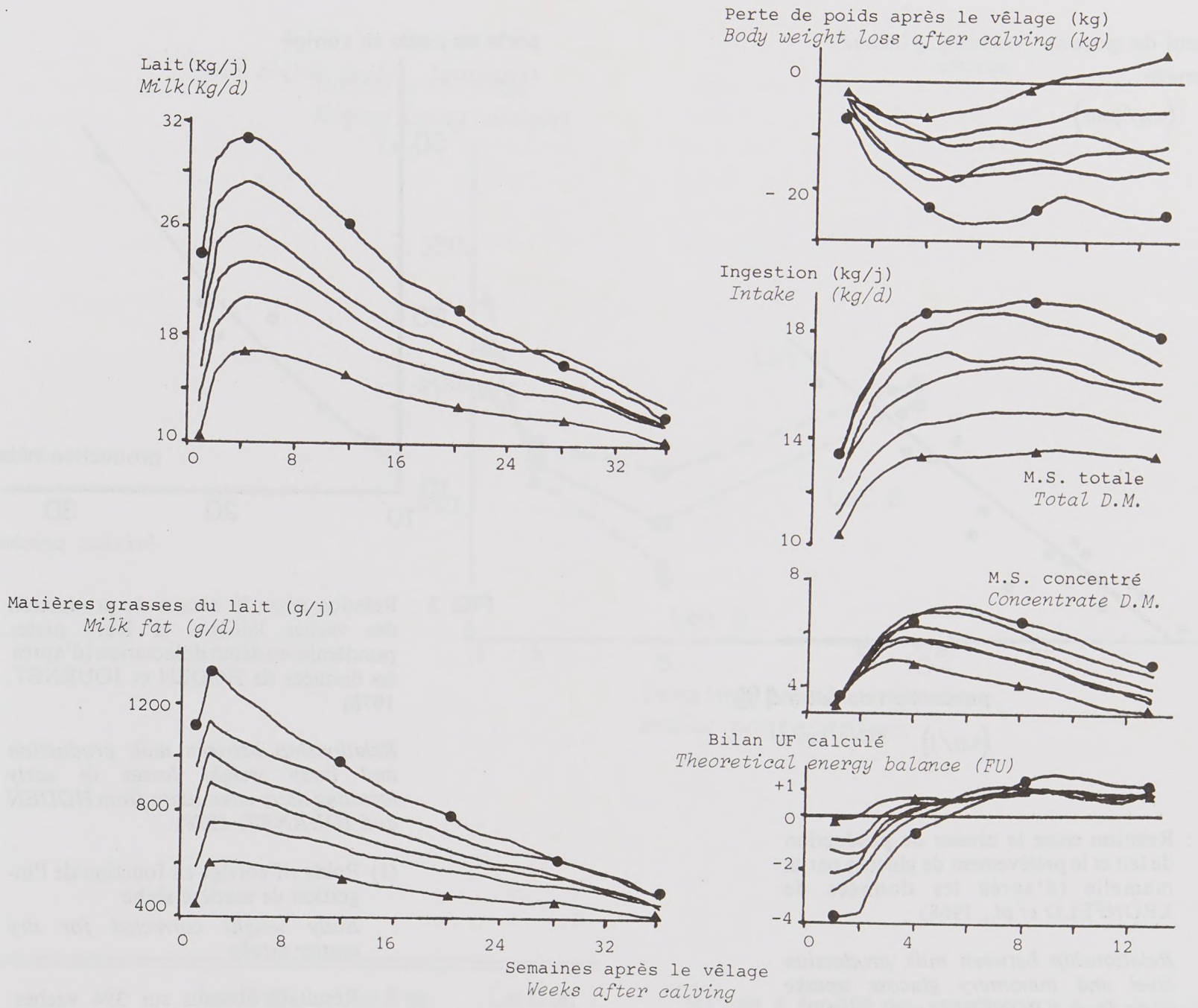


FIG. 1 : Evolution des productions de lait et de matières grasses, du poids vif, de la matière sèche ingérée et du bilan énergétique calculé en fonction de la production initiale (HODEN, JOURNET et KAUFLING, 1977). Production initiale de lait des 4e, 5e et 6èmes jours de lactation (37 à 100 vaches par point)

Relationships between initial milk production, and milk and fat secretion, body weight, dry matter intake and theoretical energy balance
Initial production = milk production on the 4th, 5th and 6th days after calving (37 to 100 cows per point).

I.- Influence du niveau de production laitière et des facteurs alimentaires sur la mobilisation des réserves corporelles en début de lactation.

A) Aspects quantitatifs

1°) Variations de poids vif

L'accroissement du niveau de production laitière s'accompagne d'une mobilisation accrue des réserves corporelles en début de lactation. Ainsi, alors que chez des vaches de race à viande, faibles productrices de lait et bien alimentées, le poids vif et la masse corporelle varient peu en début de lactation (JARRIGE, 1974 ; PITON, 1975), on observe chez les vaches de races laitières des pertes de poids vif (corrigées pour les variations de contenu digestif) en moyenne d'autant plus importantes et de longue durée que le niveau de production augmente (fig. 1, 3 et 4) et que le niveau alimentaire diminue. Les vaches les plus fortes productrices, bien que consommant plus d'aliments que les autres, ne peuvent satisfaire ainsi la totalité de l'accroissement de leurs besoins et présentent de ce fait un bilan énergétique plus déficitaire (fig. 1 - tabl. 2). Toutefois, ceci peut aussi signifier que les animaux ayant un fort potentiel sécrétoire mammaire ne l'extériorisent que dans la mesure où ils sont capables de mobiliser plus largement leurs réserves corporelles. En effet, dans les expériences où les vaches sont sous-alimentées expérimentalement (en-dessous de leur capacité d'ingestion) en début de lactation, la diminution de production laitière est d'autant plus faible, et la perte de poids plus élevée, que le potentiel de production augmente (revues de JOURNET, 1973, 1978 ; COLLEAU, 1978 ; JOURNET et REMOND, 1978 ; BROSTER, 1980).

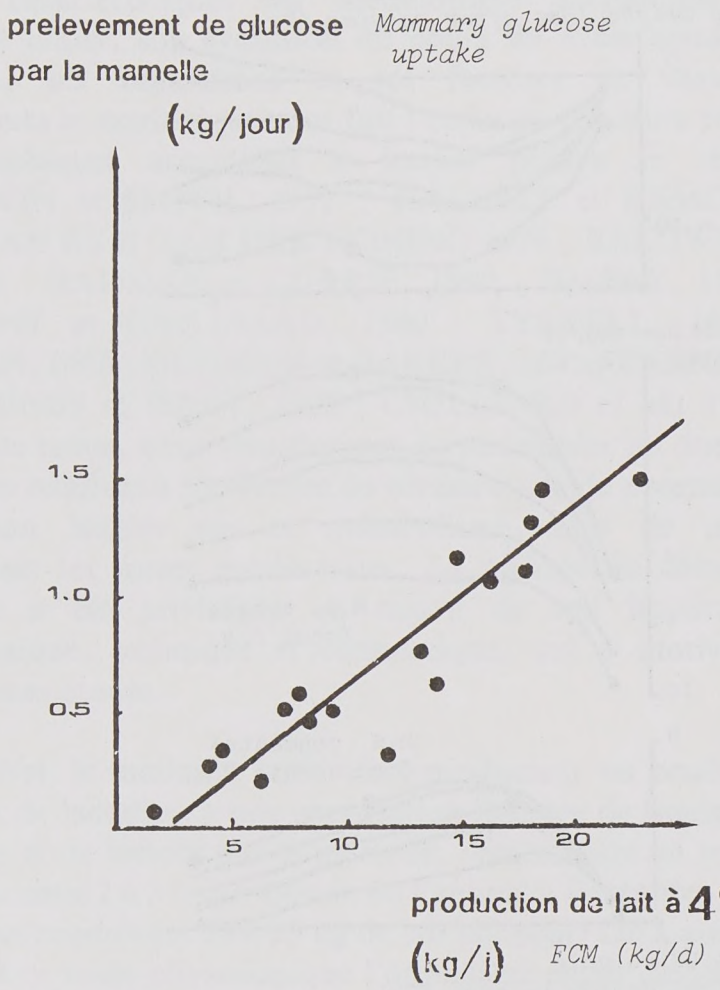


FIG. 2 : Relation entre le niveau de production de lait et le prélèvement de glucose par la mamelle (d'après les données de KRONFELD *et al.*, 1968)

Relationship between milk production level and mammary glucose uptake (data from KRONFELD et al., *1968)*

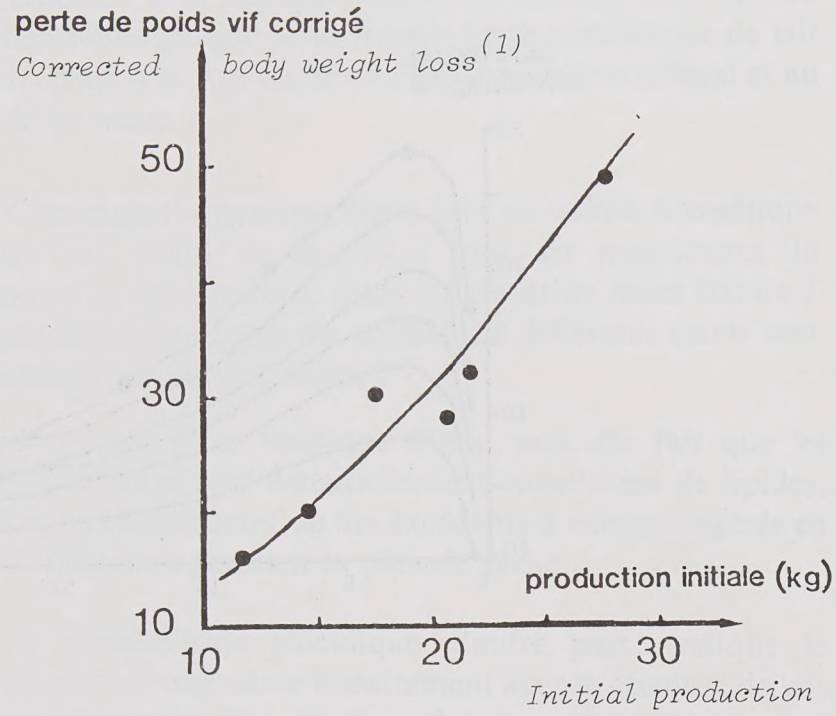


FIG. 3 : Relation entre le niveau de production des vaches laitières et leurs pertes pondérales en début de lactation (d'après les données de HODEN et JOURNET, 1978)

Relationship between milk production and body weight losses in early lactating dairy cows (data from HODEN and JOURNET, 1978)

(1) Poids vif corrigé en fonction de l'ingestion de matière sèche
Body weight corrected for dry matter intake

Résultats obtenus sur 394 vaches
Results from 394 cows

TABLEAU 2

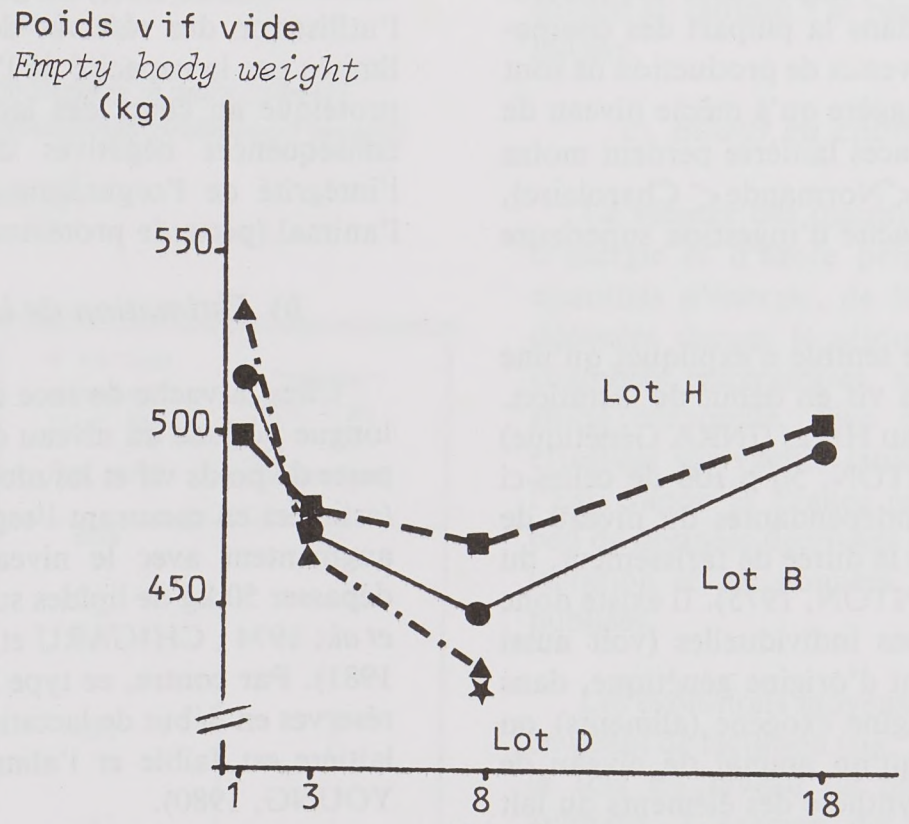
Amplitude et durée moyennes de la sous-alimentation énergétique théorique en début de lactation selon le niveau de production des vaches (JOURNET, 1978) (1)

Mean theoretical energy deficit and its duration in early lactation according to cow milk production level (JOURNET, 1978) (1)

Production maximale de lait (kg/jour) *Peak milk yield (kg/day)*	Durée (semaines) *Duration (Weeks)*	Déficit énergétique *Energy deficit*	
		UFL Total *TOTAL MFU (2)*	UFL/jour *MFU/day*
20	4	30	1,1
25	5	60	1,7
30	6	120	2,9
35	7	180	3,7
40	8	240	4,3

(1) Avec les rations généralement utilisées en France.
With diets that are generally used in France.

(2) Milk Feed Unit as defined by INRA (1978).



	Lot H (■)	Lot B (●)	Lot D (▲)
Potentiel laitier (kg lait 4 %) (a)	28,8	27,7	33,4
Milk potentiel (kg FCM)	(n = 4)	(n = 4)	(n = 4)
Régime de S_1 à S_8 (b)	*ad libitum*	75 % de la capacité d'ingestion théorique (c)	
Feeding from W_1 to W_8		*75 % of theoretical feed intake capacity (c)*	
Perte de poids vif vide durant les 8 premières semaines et pourcentage perdu entre la 1ère et la 3ème semaine (d)	31 kg	72 kg	104 kg
Empty body weight loss during the first 8 weeks and percentage loss between weeks 1 and 3 (d)	74 %	66 %	61 %

(a) Lait à 4 p.100 des semaines 5 à 8 de la lactation précédente
4 % FCM from weeks 5-8 of the preceeding lactation

(b) Toutes les vaches sont alimentées *ad libitum* entre la 9ème et la 18ème semaine
All cows were fed ad libitum *between weeks 9 and 18.*

(c) Capacité d'ingestion théorique prédite d'après le niveau de production laitière et le poids vif
Theoretical feed intake capacity predicted from milk yield and body weight

(d) Estimation du poids vif vide. Lots H et B = vaches fistulées du rumen, avec vidage complet du contenu ruminal à chaque période de mesure. Lot D = contenu ruminal estimé d'après la régression entre le contenu ruminal et l'ingestion de matière sèche, obtenue chez les vaches fistulées recevant le même régime.*= Poids vif vide à l'abattage (lot D)
*Estimation of empty body weight. Groups H and B : cows with rumen cannulae, the rumen content being weighed at each experimental period. Lot D : rumen content estimated from the regression line between rumen content and dry matter intake that was obtained on fistulated cows receiving the same diet. * = empty body weight at the slaughter (lot D)*

FIG. 4 : Evolution du poids vif vide en début de lactation. Influence du niveau alimentaire et du potentiel de production

Changes in empty body weight during the first part of lactation. Effect of feeding level and milk potential

(CHILLIARD Y., REMOND B. et ROBELIN J., 1982, non publié)

Il est actuellement difficile de savoir s'il existe des différences strictement raciales dans l'importance des mobilisations en début de lactation, car dans la plupart des comparaisons effectuées entre races, les niveaux de production ne sont pas comparables. PITON (1975) suggère qu'à même niveau de production laitière, les vaches de races laitières perdent moins de poids que les autres (Holstein<Normande< Charolaise), probablement en raison d'une capacité d'ingestion supérieure limitant le déficit énergétique.

Le niveau de production laitière semble n'expliquer qu'une part limitée des variations de poids vif en début de lactation. Ainsi, dans l'étude réalisée au Pin au Haras (INRA Génétique) par JOURNET, COLLEAU et PITON, 50 p.100 de celles-ci restent inexpliquées, c'est-à-dire indépendantes du niveau de production, de l'âge, de la race, de la durée de tarissement, du format ou de la saison de vêlage (PITON, 1975). Il existe donc probablement de grandes variations individuelles (voir aussi HARESIGN, 1979), éventuellement d'origine génétique, dans la proportion de nutriments d'origine exogène (aliments) ou endogènes (réserves corporelles) qu'un animal de niveau de production donné utilise pour la synthèse des éléments du lait (cf. article de D. SAUVANT et Y. CHILLIARD).

La mesure des variations de poids vif, même corrigée pour les variations supposées du contenu digestif, n'est de plus qu'une estimation relativement imprécise des variations de masse corporelle (BERANGER et ROBELIN, 1978). En outre, l'estimation des variations de masse corporelle ne renseigne pas sur les variations de sa teneur en lipides, protéines et eau (voir par exemple REID et ROBB, 1971). C'est pourquoi, différentes équipes de recherche ont utilisé des méthodes plus analytiques faisant appel à des mesures après abattage, à des bilans en chambres respiratoires, ou à des méthodes d'estimation de la composition chimique de l'animal vivant.

2°) *Contribution des différents tissus et compartiments organiques à la mobilisation des réserves*

a) *Mesures sur animaux abattus*

Il existe très peu de données provenant d'abattages de fortes laitières en début de lactation et dont le passé et les performances zootechniques soient connus. Des expériences conduites récemment par ROBELIN et CHILLIARD (tabl. 3) montrent que les réserves potentiellement mobilisables (estimées par différence entre des vaches abattues grasses et maigres) chez des vaches Pie noires (Holstein-Frisonne) sont d'environ 90 kg de lipides et 15 kg de protéines. Ces chiffres peuvent être comparés à ceux de BATH *et al.* (1965) obtenus sur des vaches primipares en pleine lactation abattues après une période de sous-alimentation (-35 p.100) de 7 ou 15 semaines. Les pertes estimées par mesure de la densité de la carcasse étaient de 16 kg de lipides et 8 kg de protéines en 7 semaines, et de 30 kg de lipides et 13 kg de protéines en 15 semaines. Les résultats obtenus par BRYANT et SMITH (1982) sur brebis en lactation suggèrent que les mobilisations protéique et musculaire observées chez les vaches en début de lactation (tabl. 3 B) pourraient résulter à la fois d'une synthèse protéique plus faible et d'un catabolisme plus élevé. Alors que des vaches taries de même type génétique semblent pouvoir redéposer des quantités de lipides équivalentes aux quantités mobilisées, il semble qu'il n'en soit pas de même pour les protéines dont le dépôt n'est pas significativement différent de zéro (tabl. 3). Une telle observation, si elle se confirmait chez la vache au cours du cycle gestation - lactation, suggèrerait que l'utilisation des réserves de protéines corporelles puisse être limitée par la capacité de l'animal à les reconstituer (''fonte'' protéique au cours des lactations sucessives) ? et/ou par les conséquences négatives d'une mobilisation protéique sur l'intégrité de l'organisme et le potentiel de production de l'animal (perte de protéines fonctionnelles,...).

b) *Estimation de la composition corporelle* in vivo

Chez la vache de race à viande sous-alimentée durant une longue période au niveau de l'entretien en pleine lactation, la perte de poids vif et les mobilisations de lipides et de protéines (estimées en mesurant l'espace de diffusion de l'eau marquée) augmentent avec le niveau de production laitière pouvant dépasser 50 kg de lipides sur certaines lots d'animaux (TRIGG *et al.*, 1974 ; CHIGARU et TOPPS, 1981 ; TRIGG et TOPPS, 1981). Par contre, ce type d'animal peut ne pas mobiliser ses réserves en début de lactation, lorsque le niveau de production laitière est faible et l'alimentation plus libérale (DEGEN et YOUNG, 1980).

Par ailleurs, BELYEA *et al.* (1978) ont estimé la composition corporelle de 12 à 18 vaches laitières fortes productrices de race Holstein en mesurant le potassium 40 durant un cycle gestation-lactation (fig. 5) (1). Les animaux étaient alimentés à volonté et ont produit en moyenne 32 kg de lait à 4 p.100 pendant les deux premières semaines de lactation. En faisant des hypothèses sur la composition chimique du foetus et des annexes à la naissance (cf. JARRIGE *et al.*, 1978) on peut estimer que l'organisme maternel a mobilisé environ 56 kg de lipides et 8 kg de protéines (1 à 22 kg selon les animaux) pendant les 6-8 premières semaines. Les auteurs ne signalent pas d'influence du niveau de production sur les quantités mobilisées ni sur la composition chimique du corps entier.

Toutefois, des estimations récentes effectuées à l'INRA à partir de l'espace de diffusion de l'eau lourde (fig. 6) montrent que les quantités de lipides et de protéines mobilisées en début de lactation varient à la fois sous l'influence du niveau alimentaire et du potentiel de production des animaux. Ainsi, les vaches de potentiel laitier moyen (lots H et B) mobilisent des quantités modérées de lipides surtout lorsqu'elles sont alimentées *ad libitum* (lot H). En outre, le lot H ne mobilise pas de protéines en début de lactation (CHILLIARD et ROBELIN, 1983) et a réalisé son potentiel laitier (-1,5 kg de lait/j), contrairement au lot B qui mobilise 6 kg de protéines et dont la production laitière pourrait s'en être ressenti (-4 kg de lait par jour, par rapport à la production attendue). En revanche, les animaux plus forts producteurs (lot D), fortement sous-alimentés, n'ont pas entièrement réalisé leur potentiel (-5 kg de lait/jour) et n'ont mobilisé qu'environ 40 kg de lipides. La raison en est peut être qu'ils étaient dans un état d'engraissement moyen au vêlage (comparé avec celui du lot C du tableau 3) et ne disposaient donc pas d'une réserve lipidique

(1) Les chiffres provenant des estimations *in vivo* doivent être considérés avec précaution car l'étalonnage, la spécificité et la précision des méthodes employées ne sont pas toujours indiqués par les auteurs. Les quantités totales de lipides corporels annoncées par BELYEA *et al.* (fig. 5) suggèrent par exemple soit qu'ils aient travaillé sur des vaches excessivement grasses, soit vraisemblablement que la méthode de calcul surestime la quantité réelle de lipides et de protéines corporels, en raison de la non prise en compte du poids des contenus digestifs.

TABLEAU 3

Dépôt et mobilisation des réserves corporelles chez la vache laitière (1)

Body stores deposition and mobilization in dairy cows (1)
(ROBELIN J., CHILLIARD Y., unpublished preliminary results)

A/ Engraissement de vaches de réforme (2)
Fattening of culled cows (2)

	4 vaches émaciées (lot M) *4 lean cows*	4 vaches grasses (lot G) *4 fat cows*	"Dépôt" (G - M) *"Storage"*
Poids vif *Body weight*	539	659	120
Poids vif vide *Empty bodyweight*	421	535	114
Muscles *Muscles*	182	190	8
Squelette *Bone*	61	62	1
Dépôts adipeux *Fat depots*	35	122	87
Protéines *Proteins*	78	85	7
Minéraux *Minerals*	24	25	1
Lipides *Lipids*	39	136	98

B/ Mobilisation en début de lactation (3)
Mobilization in early lactation (3)

	4 vaches en 1ère semaine (lot C) *4 cows in first week*	4 vaches en 8ème semaine (lot D) *4 cows in 8th week*	"Mobilisation" (C - D) *"Mobilization"*
Poids vif *Body Weight*	655	519	136
Poids vif vide *Emptybody weight*	559	417	142
Muscles *Muscles*	185	151	34
Squelette *Bone*	57	58	- 1
Dépôts adipeux *Fat depots*	122	41	81
Utérus *Uterus*	7	1	6
Protéines *Proteins*	88	73	15
Minéraux *Minerals*	24	22	2
Lipides *Lipids*	137	47	90

suffisante. La mobilisation protéique (13 kg) de ce lot d'animaux est voisine du potentiel de mobilisation (15 kg) calculé au tableau 3 et pourrait avoir aussi limité la production laitière.

c) *Bilans en chambres respiratoires*

La mesure des quantités ingérées et des différentes pertes d'énergie et d'azote permet de calculer par différences les quantités d'énergie, de lipides et de protéines mobilisées ou déposées durant le séjour (quelques jours) des animaux en chambres respiratoires, sans que l'on connaisse leur composition corporelle. Bien que de nombreux bilans aient été effectués sur vaches laitières (USA, Pays-Bas, Allemagne de l'Est, Japon et France principalement) il existe relativement peu de données décrivant l'évolution des bilans au cours d'une lactation et les données individuelles ont très rarement été publiées.

Les évolutions moyennes des quantités d'énergie mobilisées en début de lactation (fig. 7) suggèrent que celles-ci dépendent à la fois du niveau de production et de l'alimentation des animaux. L'examen des données individuelles obtenues en Allemagne de l'Est et en France le confirme et permet de préciser que la relation entre le niveau de production et les quantités d'énergie mobilisées est assez étroite lorsque la ration est distribuée en quantités limitées (fig. 8). Par contre, avec une ration à très forte concentration énergétique distribuée *ad libitum*, cette liaison devient beaucoup plus lâche (fig. 9). Ceci résulte probablement de la relation positive associant le niveau de production et la capacité d'ingestion (et éventuellement de digestion), ainsi que des différences dans les capacités d'ingestion des individus ayant un même potentiel de production laitière.

Par ailleurs, la période de mobilisation des réserves est d'autant plus longue que le niveau de production s'élève et/ou le niveau d'ingestion diminue (fig. 7 et 9), en accord avec les observations sur le poids vif et les bilans énergétiques calculés. Cette période semble varier de 4 à plus de 10 semaines chez les vaches fortes productrices. L'essentiel (2/3 à 3/4) de la mobilisation des réserves s'effectue pendant les 3 premières

(1) Les résultats (en kg) ont été obtenus par dissection complète des animaux et analyse chimique de la 1/2 carcasse et du 5ème quartier.

Results (in kg) were obtained by complete dissection of the animals and chemical analysis of one half carcass and of total offals.

(2) Vaches Frisonnes appariées initialement sur le poids vif, l'âge, la note d'état corporel et la taille des adipocytes prélevés par biopsie. Le lot G a été abattu après 155 jours d'engraissement.

Friesian cows were paired according to live weight, age condition score and biopsied adipocyte size. Group G was slaughtered after a 155-day fattening period.

(3) Vaches Holstein × Frisonne ayant un potentiel laitier de 30 à 40 kg. Les vaches abattues en 8ème semaine ont reçu une ration d'ensilage de maïs + concentré (65/35) à raison de 75 p.100 de leur capacité d'ingestion théorique. La colonne ''mobilisation'' représente en fait un potentiel de mobilisation, les animaux du lot D étant moins gras au vêlage que ceux du lot C, d'après les estimations faites en utilisant l'eau lourde.

Holstein × Friesian cows having a milk potential of 30-40 kg/day. Cows slaughtered in 8 th week received feeds (corn silage-concentrates, 65-35) at the rate of 75 % of their theoretical feed intake capacity. The ''mobilization'' data are in fact a moblization potential, since animals from lot D were leaner at calving than those from lot C, based on deuteriated water space estimations.

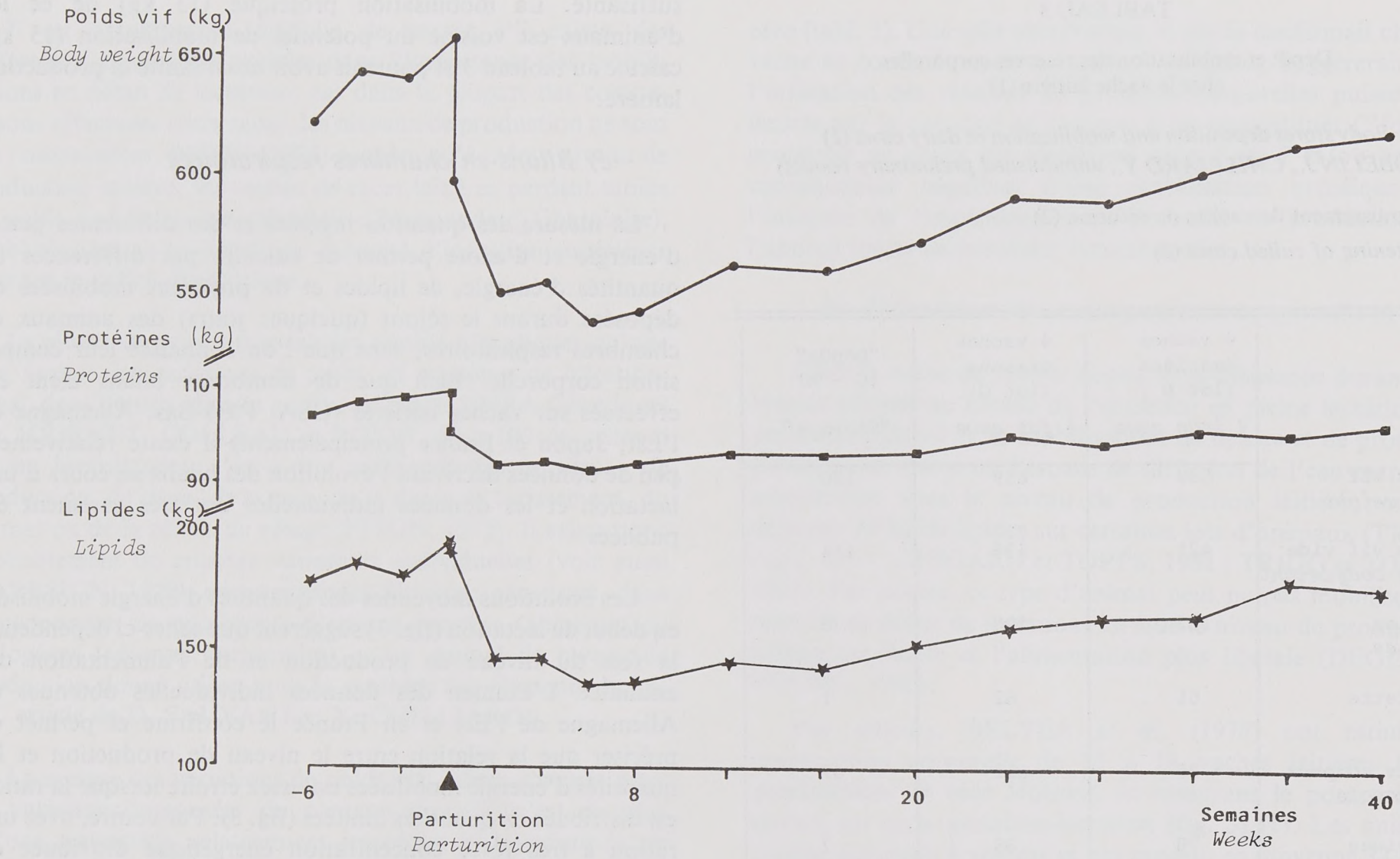


FIG. 5 : Evolution de la composition corporelle de vaches fortes productrices au cours du cycle gestation-lactation d'après les données de BELYEA *et al.* (1978). Composition corporelle estimée à partir de la mesure du ^{40}K sur des vaches produisant environ 8000 kg de lait, alimentées *ad libitum* (12 à 18 vaches par point). La composition du fœtus et des annexes est estimée d'après JARRIGE *et al.* (1978). L'échelle utilisée pour les protéines est le double de celles utilisées pour le poids vif et les lipides.

Changes in body composition of high yielding dairy cows during one gestation-lactation cycle (adaptated from BELYEA et al., *1978). Body composition estimated by measuring ^{40}K on cows producing about 8000 kg milk,* ad libitum *(12-18 cows per point). Foetus and envelop composition estimated from JARRIGE* et al. *(1978). Scale for protein is two times that used for body weight and lipids.*

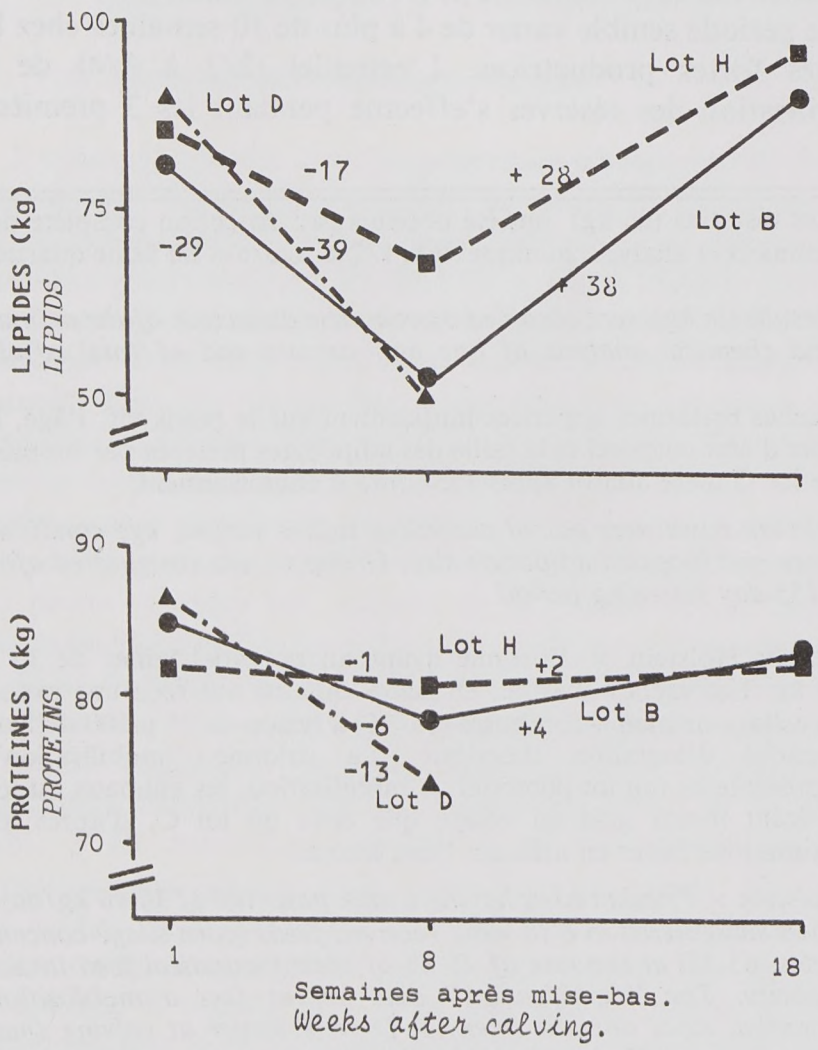


FIG. 6 : Evolutions des quantités de lipides et de protéines corporelles en début de lactation. Influence du niveau alimentaire et du potentiel de production

Changes in body lipids and proteins during the first part of the lactation. Effect of feeding level and milk potential

(CHILLIARD Y., REMOND B. et ROBELIN J., 1982, non publié)

Lipides et protéines calculés d'après l'espace de diffusion de l'eau lourde en utilisant les équations obtenues sur 20 vaches laitières abattues

Lipids and proteins calculated from deuteriated water space using regression lines obtained on 20 slaughtered dairy cows

Légende comme dans la figure 4
Legends as in figure 4

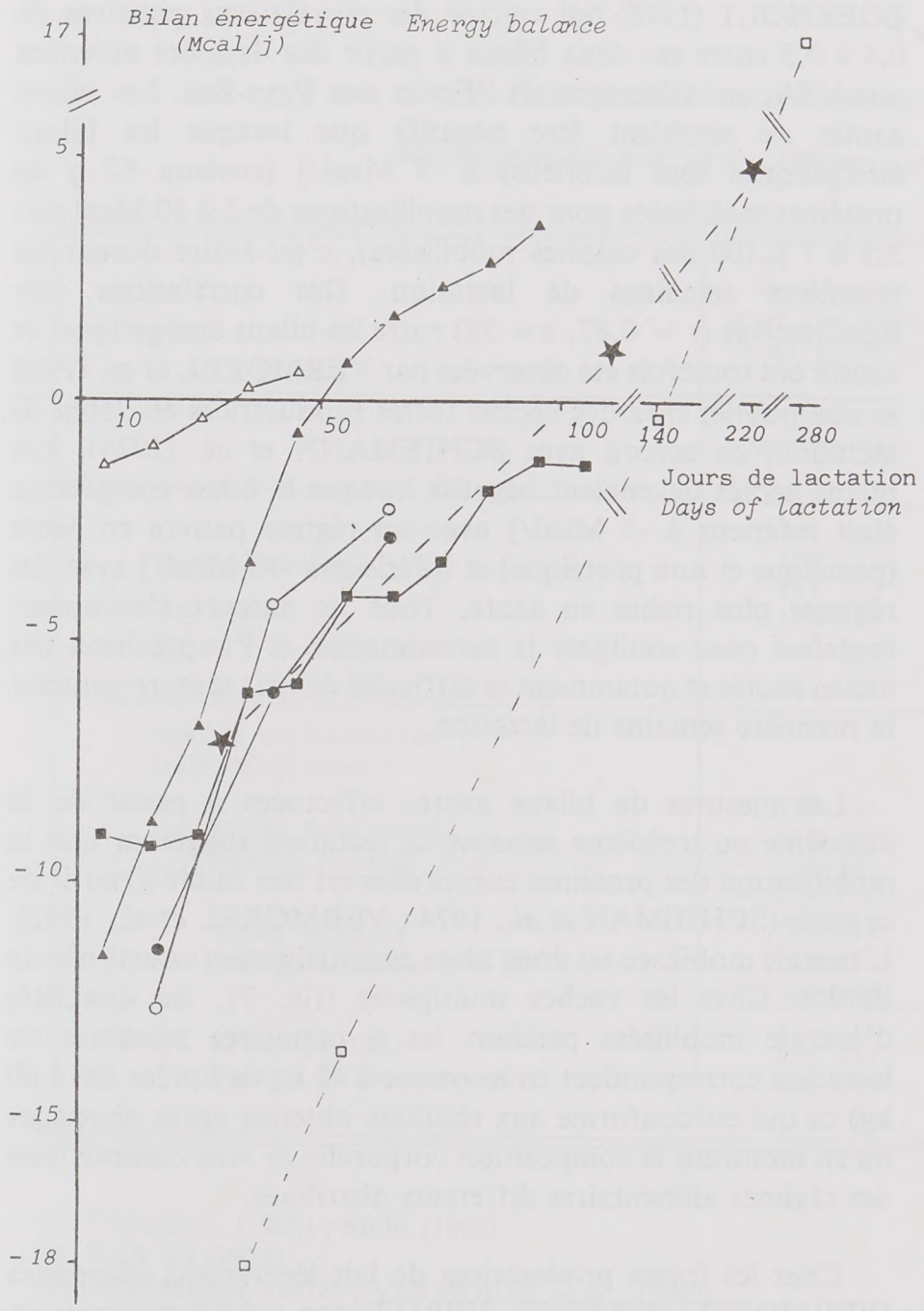


FIG. 7 : Evolution du bilan énergétique mesure, chez la vache laitière au cours de la lactation

Measured energy balance evolution in lactating dairy cows

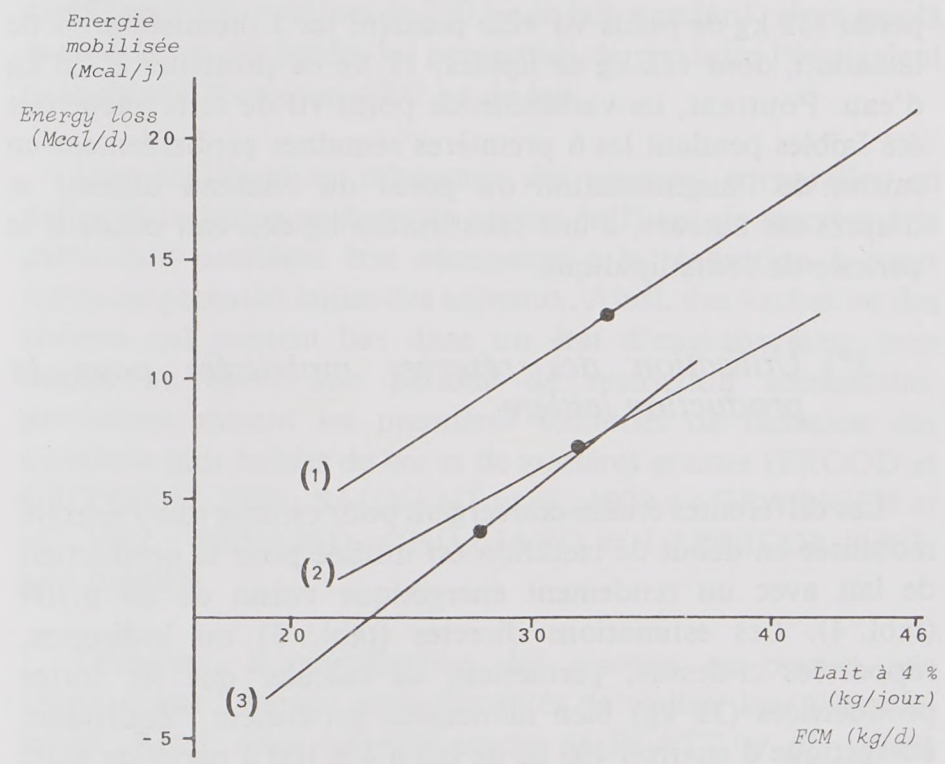


FIG. 8 : Influence du niveau de production laitière sur la quantité d'énergie mobilisée en début de lactation (VERMOREL, REMOND, VERITE, non publié)

Effect of milk production level on energy mobilization in early lactating cows

✹ 12 vaches produisant 7000 kg (FLATT *et al.*, 1969 ; voir fig. 19 pour l'alimentation).

12 cows producing 7000 kg milk (*FLATT* et al.,*1969 ; See fig. 19 for feeding regime*).

□ Dont 1 vache (Lorna) produisant 8000 kg et recevant une ration de plus en plus concentrée avec l'avancement de la lactation (FLATT *et al.*, 1965).

One cow (*Lorna*) *among the preceeding that produced 8000 kg milk, receiving a regime of increasing concentration when lactation advanced* (*FLATT* et al., *1965*).

△ 4 Primipares produisant 12 kg de lait à 4 p.100 pendant les 9 premières semaines, recevant une ration concentrée *ad libitum* (SCHIEMANN *et al.*, 1974).

4 primiparous cows producing 12 kg/d FCM during the first 9 weeks of lactation, receiving a high concentrate diet ad libitum (*SCHIEMANN* et al., *1974*).

◭ 10 vaches produisant 30 kg de lait à 4 p.100 pendant les 9 premières semaines, recevant une ration concentrée *ad libitum* (SCHIEMANN *et al.*, 1974).

10 multiparous cows producing 30 kg/d FCM during the first 9 weeks of lactation, receiving a high concentrate diet ad libitum (*SCHIEMANN* et al., *1974*).

■ 6 vaches produisant 9500 kg. Bilan calculé par BAUMAN et CURRIE (1980) à partir des données de digestibilité de MOE (1965). Rations contenant 65 p.100 de concentrés.

6 cows producing 9500 kg milk. Theoretical balance as compilated by BAUMAN and CURRIE (1980) from digestion data of MOE (1965). Diets with 65 % of concentrates.

○ ● 8 et 9 vaches produisant 30 kg de lait à 4 p.100 pendant les 9 premières semaines, recevant la ration décrite figure 8 (VERMOREL et VERITE non publié).

8 and 9 cows producing 30 kg FCM during the first 9 weeks of lactation, fed the diet described in figure 8 (*VERMOREL and VERITE, unpublished results*).

(1) 2ème et 3ème semaines de lactation

2nd and 3rd weeks of lactation.
$Y = 0{,}66\ X - 9{,}22$; $r = 0{,}79$; $n = 41$

(2) 4ème , 5ème et 6ème semaines de lactation

4th, 5th and 6th weeks of lactation
$Y = 0{,}54\ X - 10{,}4$; $r = 0{,}74$; $n = 34$

(3) 9ème et 10ème semaines de lactation

9th and 10th weeks of lactation
$Y = 0{,}78\ X - 18{,}4$; $r = 0{,}88$; $n = 16$

Toutes les vaches reçoivent un régime de même concentration énergétique (ensilage de maïs : 65 p.100 - Concentré : 35 p.100) distribué à raison de 95 p.100 de la capacité d'ingestion théorique des animaux estimée d'après leur format et leur production laitière antérieure.

All cows received a diet of same energy concentration (*corn silage 65 % - concentrate 35 %*) *ar 95 % their theoretical feed intake capacity, calculated from their body weight and previous milk yield.*

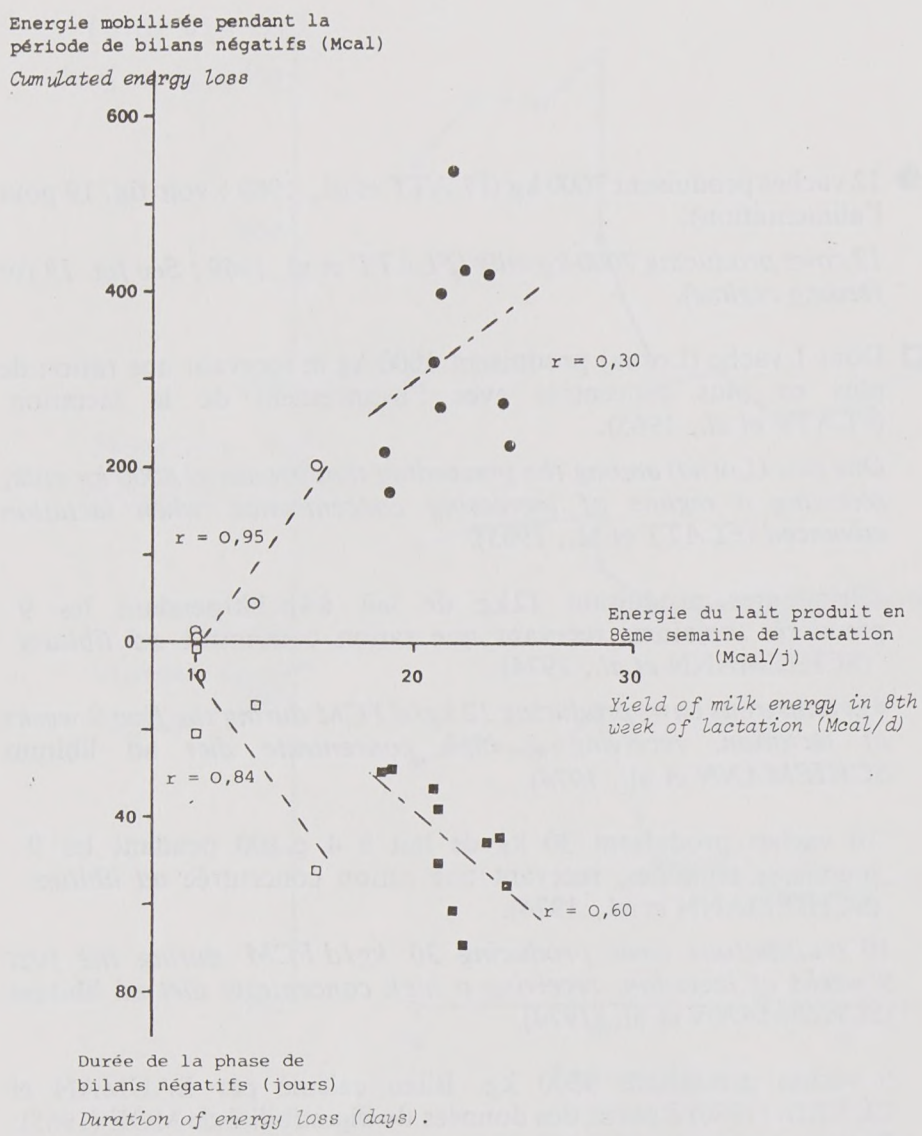


FIG. 9 : Influence du niveau de production laitière sur l'importance (●,○) et la durée (■,□) du déficit énergétique chez la vache laitière en début de lactation recevant une ration riche en concentrés *ad libitum* (d'après SCHIEMANN *et al.*, 1974)

Effect of milk production level on the extent (●,○) *and duration* (■,□) *of energy loss in the early lactating cow fed a high concentrate diet* ad libitum (*adapted from SCHIEMANN* et al., *1974*)

○ □ Primipares *Primiparous* ● ■ Multipares *Multiparous*

semaines de lactation (fig. 4) mais elle se poursuit pour 1/4 à 1/3 au-delà, surtout chez les fortes productrices sous-alimentées. Ces différentes observations montrent que la mobilisation des réserves n'est pas toujours aussi vite terminée que le suggèrent les données de la figure 5, selon lesquelles plus de 80 p.100 des quantités mobilisées le seraient pendant les 2 premières semaines de lactation.

En utilisant la méthode des bilans azotés, PAQUAY *et al.* (1972) et BOTTS *et al.* (1979) ont estimé que l'amplitude maximum des variations de la masse de protéines corporelles était de 15 à 25 kg chez la vache laitière. D'après les données de VERITE *et al.* (1983) les bilans azotés calculés ne sont que rarement inférieurs à -15 kg de PDI en deux mois de lactation, en accord avec les données obtenues sur animaux abattus ou en utilisant l'eau lourde.

Les bilans azotés tendent à suivre les bilans énergétiques, quoique de manière assez lâche. Ainsi, VAN ES et BOEKHOLT (1976) ont calculé des corrélations positives de 0,4 à 0,5 entre ces deux bilans à partir des données obtenues aux USA, en Allemagne de l'Est et aux Pays-Bas. Les bilans azotés ne semblent être négatifs que lorsque les bilans énergétiques sont inférieurs à -5 Mcal/j (environ 62 g de protéines mobilisées pour des mobilisations de 5 à 10 Mcal soit 3,5 à 7 p.100 des calories mobilisées), c'est-à-dire durant les premières semaines de lactation. Des corrélations très significatives (r = 0,87, n = 58) entre les bilans énergétiques et azotés ont toutefois été observées par VERMOREL *et al.* (1982 et non publié) chez des vaches fortes productrices en début de lactation, en accord avec SCHIEMANN *et al.* (1974). Les bilans azotés devenaient négatifs lorsque le bilan énergétique était inférieur à -5 Mcal/j avec un régime pauvre en azote (protéique et non protéique) et inférieur à -10 Mcal/j avec des régimes plus riches en azote. Tous les auteurs s'accordent toutefois pour souligner la surestimation et l'imprécision des bilans azotés et notamment la difficulté de leur mesure pendant la première semaine de lactation.

Les mesures de bilans azotés effectuées à partir de la deuxième ou troisième semaine de lactation suggèrent que la mobilisation des protéines corporelles est très faible à partir de ce stade (SCHIEMAN *et al.*, 1974 ; VERMOREL *et al.*, 1982). L'énergie mobilisée est donc alors essentiellement constituée de lipides. Chez les vaches multipares (fig. 7), les quantités d'énergie mobilisées pendant les 6 premières semaines de lactation correspondent en moyenne à 40 kg de lipides (20 à 60 kg) ce qui est conforme aux résultats obtenus après abattages ou en mesurant la composition corporelle *in vivo* compte tenu des régimes alimentaires différents distribués.

Chez les fortes productrices de lait légèrement restreintes (VERMOREL, REMOND, VERITE non publié) ou recevant une ration de concentration énergétique faible (FLATT *et al.*, 1965) des déficits énergétiques supérieurs à 20 Mcal/jour c'est-à-dire probablement plus de 2 kg de lipides perdus par jour ont pu être observés. REID et ROBB (1971) ont calculé que la vache Lorna étudiée par FLATT *et al.* (1965 - fig. 7) a perdu 152 kg de poids vif vide pendant les 3 premiers mois de lactation, dont 122 kg de lipides, 11 kg de protéines et 20 kg d'eau. Pourtant, les variations de poids vif de cette vache ont été faibles pendant les 6 premières semaines probablement en raison de l'augmentation du poids du contenu digestif et d'après ces auteurs, d'une substitution lipides/eau pendant la période de fonte lipidique.

3°) Utilisation des réserves mobilisées pour la production laitière

Les différentes études convergent pour estimer que l'énergie mobilisée en début de lactation est utilisée pour la production de lait avec un rendement énergétique voisin de 80 p.100 (tabl. 4). Les estimations directes (tabl. 5) ou indirectes, rapportées ci-dessus, permettent de calculer que les fortes productrices (35 kg) bien alimentées produisent l'équivalent énergétique d'environ 400 kg de lait à 4 p.100 à partir de leurs réserves corporelles en début de lactation (25 à 30 p.100 du lait produit pendant les 6 premières semaines), contre 150 kg environ chez les moyennes productrices (20 kg). Des quantités de 800 kg à 1300 kg de lait peuvent toutefois être atteintes chez des fortes ou très fortes productrices sous-alimentées ou recevant une ration de faible concentration énergétique. En

TABLEAU 4

Besoin d'entretien et efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable chez la vache laitière

Maintenance requirement and efficiency of metabolisable energy utilization in the dairy cow

	Besoin E.M. pour l'entretien (kcal/kg 0.75) *Maintenance ME requirement.*	Rendement de l'EM pour la production laitière (%) *ME efficiency for milk .*	Rendement de l'EM pour le dépôt tissulaire (%) *ME efficiency for body gain.*	Rendement de l'utilisation des tissus pour la production laitière (%) *Efficiency of tissue use for milk.*
Vaches taries *Dry cows*	100 (1) 114 (1) 105 (2) 113 (4)	-	60 (1) 45 (3)	-
Vaches en lactation : *Lactating cows :*				
. Bilan équilibré *Energy balance = 0*	122 (1) 117 (2) 109 (4)	64 (1) 60 (2) 64 (4)	-	-
. Bilan négatif *Energy balance < 0*	128 (1) 122 (3) 109 (4)	66 (1) 60 (3) 64 (4)	-	84 (1) 80 (2) 80 (3) 81 (4)
. Bilan positif *Energy balance > 0*	118 (1) 109 (4)	63 (1) 65 (4)	73 (1) 60 (2)	

(1) TYRRELL (1980) ; MOE (1981)
(2) VAN ES (1975)
(3) VERMOREL (1978) ; VERMOREL *et al.,* (1982).
(4) SCHIEMANN *et al.* (1974) ; HOFFMANN *et al.* (1974).

admettant que 67 p.100 (1) des acides aminés mobilisés soient utilisables sous cette forme par la mamelle, la vache Lorna aurait pu synthétiser, à partir des réserves protéiques mobilisées, les protéines de 220 kg de lait standard, alors que la mobilisation des lipides lui permettait de produire l'équivalent énergétique d'environ 1200 kg de lait.

Une mobilisation minimum des réserves corporelles en début de lactation et donc un niveau suffisant de réserves à la parturition semblent être nécessaires à la réalisation à court terme du potentiel laitier des animaux. Ainsi, des vaches ou des chèvres qui mettent bas dans un état d'engraissement trop faible, ou après une période de restriction alimentaire, produisent durant les premières semaines de lactation des quantités plus faibles de lait et de matières grasses (FROOD et CROXTON, 1978 ; SAUVANT *et al.,* 1979 a ; GRAINGER *et al.,* 1982 ; REMOND, CHILLIARD et LARNICOL, 1983, non publié).

Toutefois, la mobilisation des réserves ne permet pas toujours aux animaux sous-alimentés de réaliser leur potentiel laitier. Ainsi, dans les expériences de FLATT *et al.* (1969) une restriction de l'apport alimentaire en début de lactation s'est traduite par une diminution de l'énergie sécrétée dans le lait (équivalente à 4,3 kg de lait à 4 p.100), alors que l'énergie

(1) par analogie avec le rendement d'utilisation métabolique des PDI pour la sécrétion ds matières azotées du lait (VERITE et JOURNET, 1978).

TABLEAU 5

Variations de la contribution des réserves corporelles à l'énergie sécrétée dans le lait selon le niveau de production et le stade de lactation (VERMOREL *et al.,* 1982, non publié)

Extent of body store utilization for milk energy secretion with different milk production levels and lactation stages (*VERMOREL* et al., *1982, unpublished*)

Niveau de production (kg lait à 4 %) *Milk production level (kg F CM)*	Stade de lactation (jours) *Lactation stage (days)*	Energie du lait provenant des réserves corporelles (%). *Milk energy coming from body stores (%)*
25 kg	15	30
	32	16
40 kg	15	48
	32	35

Calculé par régression à partir de bilans en chambres respiratoires sur 32 vaches produisant 25 à 43 kg de lait à 4 % et alimentées comme indiqué dans la figure 8.

Calculated by regression using data from indirect calorimetry balances on 32 cows producing 25 to 43 kg FCM and fed as indicated in figure 8.

mobilisée ne variait pas. De même, dans les expériences conduites à l'INRA, les vaches fortement sous-alimentées relativement à leur potentiel laitier ne réalisent pas celui-ci (lot D dans une moindre mesure lot B de la fig. 6). La production laitière tend en particulier à décroître lorsque le bilan protéique devient inférieur à -10 kg de PDI au cours des 2 premiers mois de lactation (VERITE *et al.*, 1983).

Par ailleurs, il faudrait prendre en compte la production de la lactation entière, c'est-à-dire en intégrant la persistance de la production laitière qui peut diminuer lorsque l'organisme animal est très fortement sollicité en début de lactation (cf. II. B. 2). Outre la non-réalisation du potentiel laitier à court ou à long terme une mobilisation excessive des réserves corporelles peut de plus avoir des conséquences néfastes sur l'état sanitaire (voir ci-dessous) et les performances de reproduction des animaux (FARRIES, 1981 ; article de F. BADINAND).

B) Aspects métaboliques

Il existe relativement peu d'études sur le métabolisme intermédiaire, notamment au niveau tissulaire et cellulaire, chez le ruminant laitier. Par ailleurs, celles-ci ont surtout cherché à démontrer l'existence de voies métaboliques particulières au ruminant, et à mesurer l'influence que peuvent leur faire subir le stade de lactation et/ou le régime alimentaire. Il y a donc peu de données susceptibles de renseigner sur l'influence du niveau ou du potentiel de production des animaux, et celles-ci doivent être considérées comme des tendances à confirmer. Il est toutefois indispensable de les prendre en compte pour avancer dans la connaissance des mécanismes et des facteurs limitants des aspects quantitatifs décrits ci-dessus.

BAUMAN et CURRIE (1980) ont proposé d'utiliser le terme ''homéorhèse'' pour décrire les modifications coordonnées (tabl. 1) du métabolisme des différents tissus, et des flux de nutriments (fig. 10), mises en œuvre par un organisme animal en vue de soutenir une fonction physiologique particulière (dans ce cas, la sécrétion lactée). Ces adaptations homéorhétiques s'ajoutent (et parfois s'opposent) aux régulations homéostasiques visant à maintenir les conditions vitales du milieu intérieur dans un état physiologique donné, par exemple au cours du nycthémère. Dans ce qui suit nous envisagerons successivement les différents tissus, puis les éventuels mécanismes régulant les phénomènes observés.

1°) Tissus adipeux

L'état métabolique du tissu adipeux peut être apprécié par la mesure de critères directs ou indirects. L'intensité du catabolisme (lipomobilisation) a le plus souvent été appréciée à l'aide des teneurs en acides gras non estérifiés (AGNE) du plasma. Le potentiel anabolique peut être estimé par la mesure de l'activité d'enzymes lipogéniques ou de la vitesse d'incorporation *in vitro* de précurseurs marqués dans les lipides. Le degré de ''remplissage'' de ce tissu peut par ailleurs être estimé par la taille des adipocytes ou la taille moyenne des cellules (poids/DNA).

Pour un même animal, la lipomobilisation est maximum, et l'anabolisme du tissu adipeux minimum en début de lactation. Ces activités métaboliques évoluent ensuite de façon opposée,

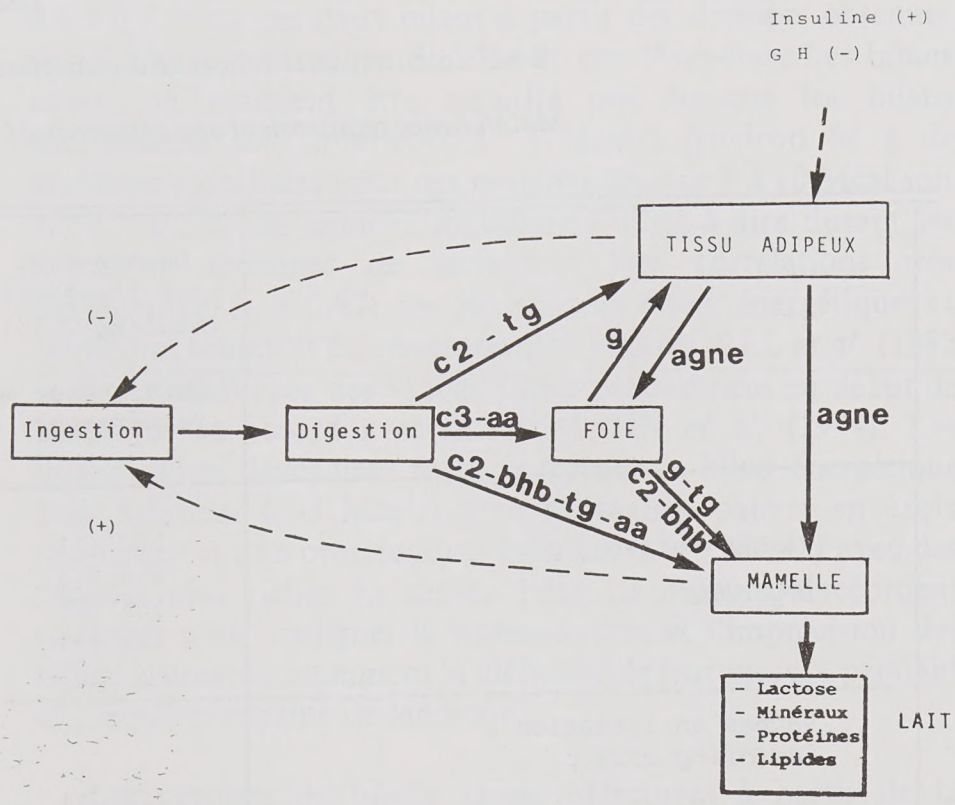


FIG. 10 : Principaux flux de nutriments chez le ruminant laitier

Main nutrient flows in dairy ruminant

c_2, Acétate; c_3, Propionate; bhb, 3-hydroxybutyrate,
tg, Triglycérides; g, glucose,

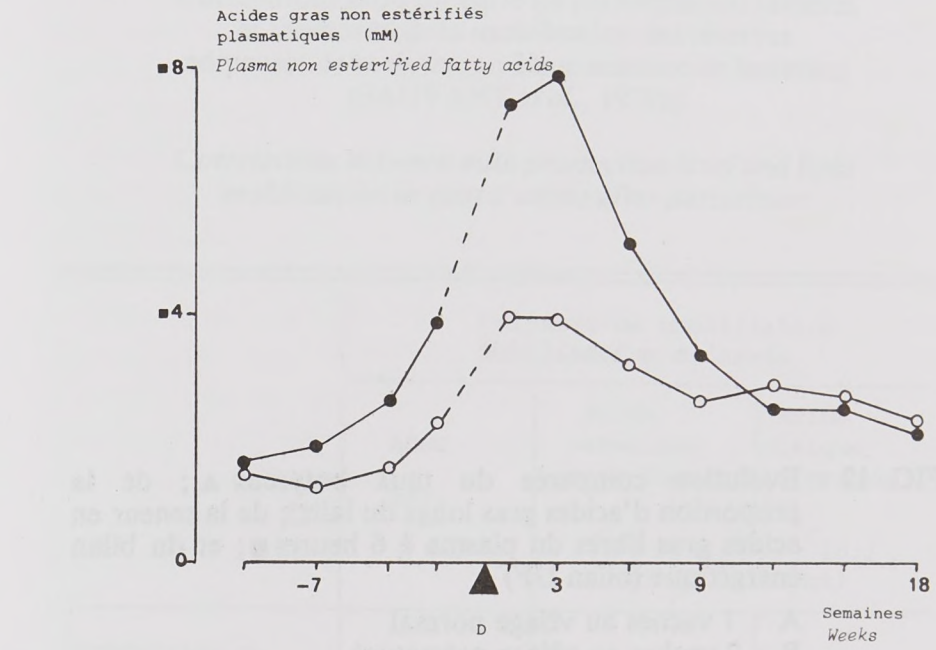
aa, Acides aminés ; agne, acides gras non estérifiés
Aminoacids *Non esterified fatty acids*

gh, Hormone de croissance
Growth hormone

Ingestion	*Intake*
Foie	*Liver*
Tissu adipeux	*Adipose tissue*
Mamelle	*Mammary gland*
Lait	*Milk*
Minéraux	*Ash*

en liaison avec la diminution de production laitière et l'augmentation des quantités ingérées. Il en résulte des corrélations intra-animal positives entre les taux d'AGNE circulant et la production laitière, et des corrélations négatives entre ces taux et le bilan énergétique des animaux (CHILLIARD *et al.*, 1977, 1978, 1979 ; fig. 11 ; VERNON, 1980).

L'existence d'une influence éventuelle du niveau de production laitière sur les paramètres métaboliques devrait se traduire par des corrélations inter-animal significatives entre ces critères. Ainsi, LUTHMAN et JONSON (1972) ont rapporté une liaison positive et significative entre les AGNE sanguins et la production laitière chez des vaches probablement sous-alimentées. Une tendance similaire se dégage lorsque l'on compare des animaux ayant des niveaux de production très différents, par exemple, après une mise-bas normale, un avortement ou une induction hormonale de lactation (DECAEN et JOURNET, 1967 ; fig. 12 ; CHILLIARD *et al.*, fig. 11 et non publié), ou en comparant des vaches à viande à des vaches laitières en début de lactation (HART *et al.*, 1978 ; fig. 13). Cette liaison ne semble toutefois pas toujours exister, comme le suggèrent l'absence de corrélations intra-lot (indépendamment du régime, de l'âge et de l'ascendance) chez la chèvre en deuxième semaine de lactation, entre les critères de lipomobilisation et le niveau de production laitière (SAUVANT *et al.*, 1979 a - tabl. 6), ou les observations de RADLOFF *et al.* (1966) et BLUM *et al.* (1983) sur vaches bien alimentées.



	S + 3 (W + 3)			S + 18 (W + 18)		
	Energie du lait *Milk energy* (Mcal)	Bilan énergétique calculé *Calculated energy balance*	E.gain / E. lait (1)	Energie du lait *Milk energy*	Bilan énergétique calculé *Calculated energy balance*	E.gain / E. lait (1)
Chèvres normales *Normal goats*	3,2	-1,4	-0,43	1,6	+0,5	+0,33
Chèvres induites en lactation. *Goats induced to lactate.*	1,4	-0,2	-0,18	1,2	+0,1	+0,09

(1) *Energy of gain* / *Energy secreted in milk*

● 4 chèvres ''normales'' (lactation après une gestation)
4 normal goats (lactation after pregnancy)

○ 4 chèvres ''induites en lactation'' par un traitement hormonal (sans gestation)
4 goats induced to lactate by hormonal treatment (without pregnancy)

D = déclenchement de la lactation
Beginning of the lactation

Les chèvres reçoivent du foin de luzerne *ad libitum* et du concentré au prorata de la production laitière
Goats received lucerne hay ad libitum *and concentrate in proportion to milk yield*

FIG. 11 : Niveau de production laitière, bilan énergétique calculé, teneur en agne plasmatiques et activité de 2 enzymes lipogéniques du tissu adipeux chez des chèvres normales ou induites en lactation sans gestation

Milk production level, calculated energy balance, plasma nefa and activities of 2 adipose lipogenic enzymes in dairy goats after parturition or induction of lactation

(CHILLIARD, DELOUIS, SMITH, SAUVANT et MORAND-FEHR, 1980, non publié) - (*Unpublished*)

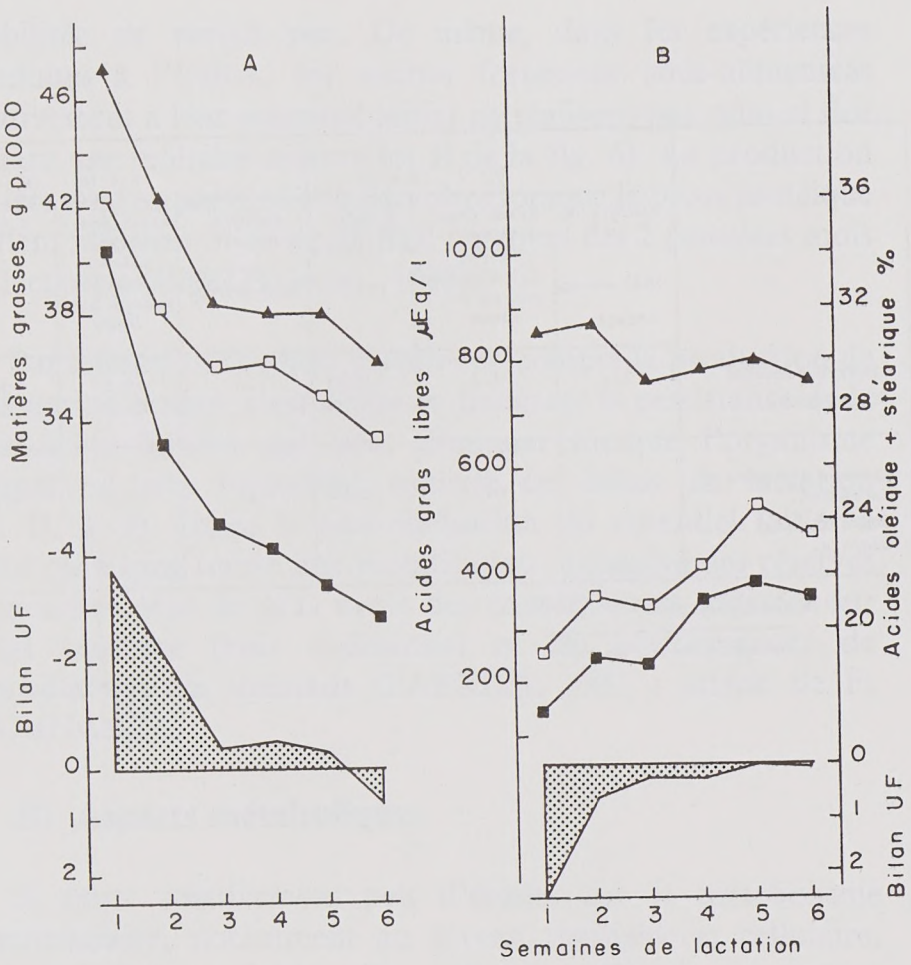


FIG. 12 : Evolution comparée du taux butyreux ▲ ; de la proportion d'acides gras longs du lait □; de la teneur en acides gras libres du plasma à 6 heures ■ ; et du bilan énergétique (bilan UF)

A : 7 vaches au vêlage normal
B : 2 vaches au vêlage prématuré

Simultaneous variations of milk fat content (▲), percentage of long chain fatty acids ($C_{18:0}+C_{18:1}$) in milk fat (□), plasma NEFA (■) and calculated energy balance (UF) in 7 normal (A)and 2 aborted (B) cows during the first 6 weeks of lactation.
(DECAEN and JOURNET, 1967)

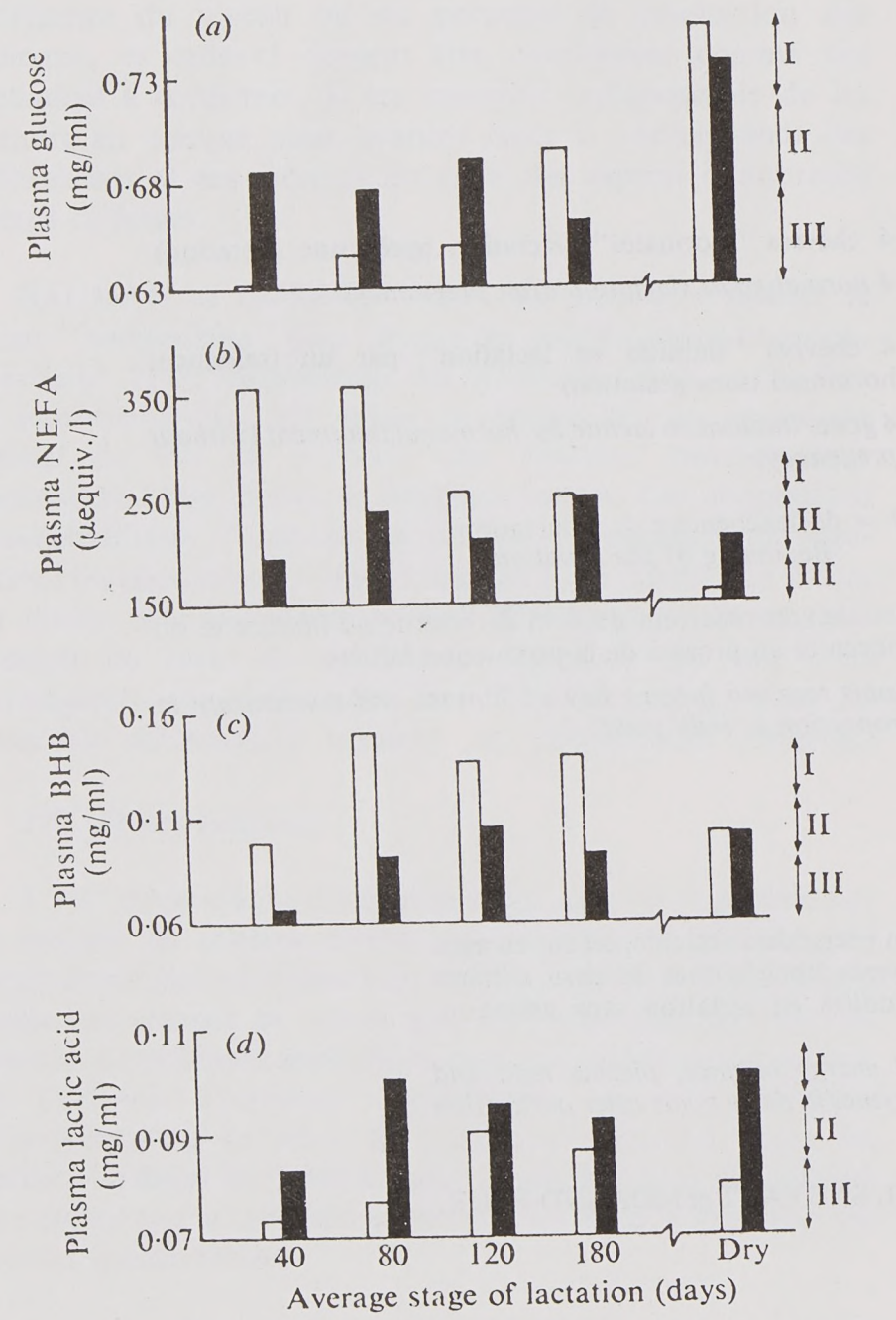


FIG. 13 : Concentrations plasmatiques en glucose (a), acides gras non estérifiés (b), acide 3-hydroxybutyrique (c) et acide lactique (d) chez 8 vaches laitières (barres vides) et 8 vaches à viande (barres pleines) recevant une ration contenant 90 p.100 de concentrés en quantités égales. Les productions laitières étaient respectivement de 25 et 10 kg de lait au pic de lactation (d'après HART *et al.*, 1978).

Plasma metabolites in 8 dairy cows (open symbols) and 8 beef cows (closed symbols) receiving the same diet (90 % concentrates). Maximum milk production levels were about 25 and 10 kg respectively.

TABLEAU 6

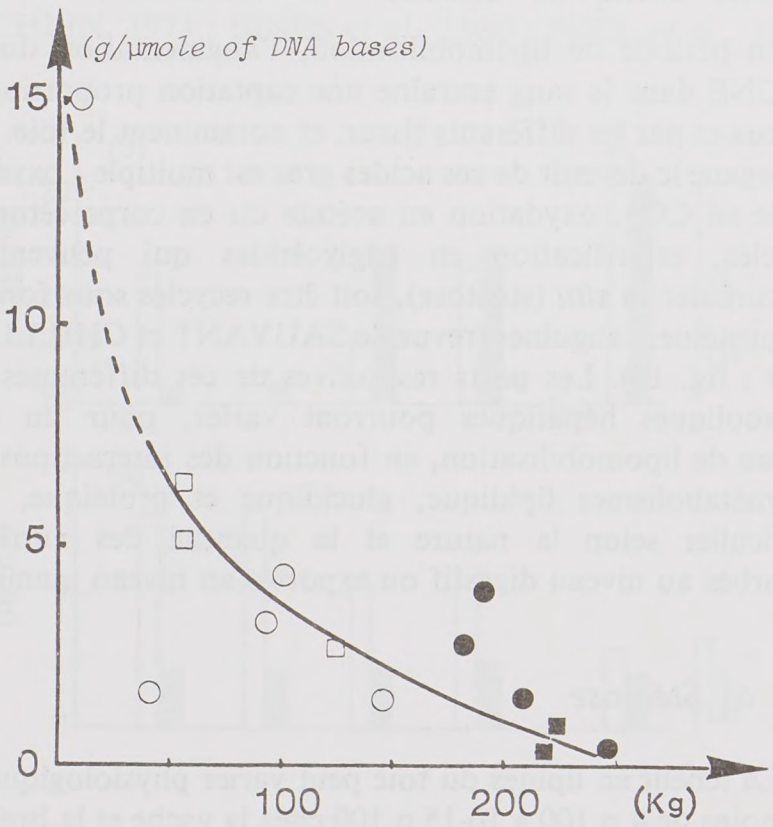
Corrélations intra lot entre les performances laitières et l'intensité de la mobilisation des réserves adipeuses de la chèvre en 2ème semaine de lactation (SAUVANT *et al.*, 1979a)

Correlations between milk production level and lipid mobilization in goat 2 weeks after parturition

	Critères de mobilisation *Mobilization criteria*		
	AGNE *NEFA*	Acide stéarique (% de la matière grasse du lait) $C_{18:0}$ *(% of milk fat)*	Acide oléique $C_{18:1}$ *(% of milk fat)*
Production de lait à 35 °/₀₀ *FCM (3.5 p.100)*	0,029	0,09	-0,04
Production de lait brut : *Milk production*			
. En 2ème semaine *During the 2nd week.*	-0.21	-0.13	-0.21
.de la lactation entière *During complete lactation*	-0.11	0.05	-0.02

Valeurs obtenues sur 157 lactations.
Data obtained on 157 lactations.

Poids des cellules de l'épiploon (toilette) en 9ème semaine de lactation.
Omental cellular weight at week 9 after parturition



Production de lait des deux premiers mois de lactation.
Milk production during the first two months of lactation.

FIG. 14 : Relation entre la production du début de lactation et l'état d'engraissement de la chèvre à la fin de cette phase

Relationship between milk production and adiposity in the goat after the peak of lactation

(*CHILLIARD* et al., *1979*)
(*CHILLIARD, DELOUIS* et al., *unpublished*)

Ces contradictions apparentes peuvent en fait résulter de plusieurs phénomènes. Les teneurs en AGNE sanguins sont généralement assez bien liées au bilan énergétique des animaux, lorsque l'on compare les stades de lactation ou les individus à même stade physiologique (DECAEN et JOURNET, 1967 ; REMOND *et al.*, 1973 et non publié : SAUVANT et RULQUIN, 1980 ; CHILLIARD *et al.*, non publié ; COULON, 1981). Le bilan énergétique résulte d'une part de la capacité d'ingestion, du niveau et des caractéristiques de la ration, et d'autre part du niveau de production. C'est donc logiquement dans les cas où l'alimentation est limitée et/ou le bilan énergétique négatif (GIGER et SAUVANT, 1982 ; DOREAU, 1983) que l'on peut attendre les liaisons les plus étroites entre lipomobilisation et niveau de production, l'animal ne pouvant compenser sa forte production par une augmentation de l'ingestion d'énergie. De même, dans les comparaisons portant sur des animaux à potentiels ou niveau de production très différents, les forts producteurs ne peuvent compenser que partiellement l'accroissement de leurs besoins par une augmentation importante du niveau d'ingestion.

Nous n'avons pas observé de liaison entre le niveau de production et les activités d'enzymes lipogéniques chez la chèvre en 3ème semaine de lactation (CHILLIARD *et al.*, 1977, 1978 et non publié), ces dernières étant très faibles chez tous les animaux. L'influence du niveau de production sur le degré d'émaciation du tissu adipeux épiploïque (toilette) de la chèvre après 2 mois de lactation (fig. 14) semble résulter, selon les expériences, soit de niveaux de lipomobilisation différents entre faibles et fortes productrices, soit d'une reprise précoce de l'activité lipogénique chez les faibles productrices (CHILLIARD *et al.*, 1979 et non publié).

D'autres facteurs peuvent aussi intervenir pour diminuer l'étroitesse de la relation entre lipomobilisation en début de lactation et niveau de production. De nombreuses observations montrent en effet que les animaux arrivant en état corporel satisfaisant ou pléthorique au vêlage mobilisent plus largement leurs réserves en début de lactation que des animaux plus maigres (voir par exemple REMOND et JOURNET, 1978 ; FARRIES, 1981 ; SAUVANT, 1981 ; GARNSWORTHY et TOPPS, 1982). De plus, l'état corporel à la mise-bas interagit avec le niveau alimentaire en début de lactation pour influencer de façon positive ou négative la relation lipomobilisation - niveau de production (SAUVANT *et al.*, 1979 a). Par ailleurs, l'âge (PITON, 1975 ; SAUVANT *et al.*, 1979 b) et l'ascendance paternelle (SAUVANT *et al.*, 1979 a) semblent avoir un effet sur la lipomobilisation en début de lactation, indépendamment du niveau de production. Il serait intéressant de préciser si ces différences dans les aptitudes à mobiliser les réserves à même niveau de production et d'état d'engraissement sont liées à des différences de capacité d'ingestion ? d'utilisation de l'énergie ingérée au niveau digestif ou métabolique ? ou de régulations de l'activité métabolique du tissu adipeux ?

2°) Foie

En période de lipomobilisation, l'augmentation du taux d'AGNE dans le sang entraîne une captation proportionnelle de ceux-ci par les différents tissus, et notamment le foie. Dans cet organe le devenir de ces acides gras est multiple : oxydation totale en CO_2, oxydation en acétate ou en corps cétoniques recyclés, estérification en triglycérides qui peuvent soit s'accumuler *in situ* (stéatose), soit être recyclés sous forme de lipoprotéines sanguines (revue de SAUVANT et CHILLIARD, 1980 ; fig. 10). Les parts respectives de ces différentes voies métaboliques hépatiques pourront varier, pour un même niveau de lipomobilisation, en fonction des interactions entre les métabolismes lipidique, glucidique et protéique, et en particulier selon la nature et la quantité des nutriments absorbés au niveau digestif ou exportés au niveau mammaire.

a) Stéatose

La teneur en lipides du foie peut varier physiologiquement de moins de 4 p.100 à 10-15 p.100 chez la vache et la brebis au cours du cycle gestation-lactation (SMITH et WALSH, 1975 ; COLLINS et REID, 1980). Le volume des vacuoles lipidiques peut ainsi passer de 1 à 30 p.100 du volume des cellules hépatiques, atteignant 60 p.100 dans certains cas pathologiques (ROBERTS *et al.*, 1981). Les deux tiers de l'accroissement de la teneur en lipides sont expliqués par les triglycérides.

Le degré de stéatose hépatique en début de lactation tend à s'accroître avec le niveau de production moyen de l'étable (REID, 1980). Toutefois, des animaux de même niveau de production peuvent aussi présenter des degrés variables de stéatose hépatique (REID *et al.*, 1979 ; MAZUR, BAUCHART et CHILLIARD, 1983 non publié). Le développement variable de la stéatose hépatique selon les animaux est lié en partie à l'intensité de lipomobilisation en début de lactation (ROBERTS *et al.*, 1981) mais pas systématiquement (PERKINS *et al.*, 1983). A ce titre, les fortes productrices y sont probablement sujettes. On connaît toutefois encore très mal les facteurs de variation zootechniques, nutritionnels, endocriniens et génétiques de ce phénomène, à même niveau de lipomobilisation. Il est possible que les fortes productrices présentent parfois des carences hépatiques en facteurs lipotropes (favorisant le recyclage des acides gras en lipoprotéines) tels que la choline, la méthionine, certains acides aminés indispensables,... La chute de la triglycéridémie en début de lactation pourrait résulter à la fois du fort prélèvement mammaire de triglycérides et de l'insuffisance relative du recyclage hépatique des AGNE mobilisés.

Une stéatose excessive en début de lactation peut être la cause de dysfonctionnements hépatiques s'accompagnant de chutes de production et/ou de troubles sanitaires et de la reproduction (REID, 1980). Toutefois, des lots de vaches fortes productrices, grasses au vêlage et ayant en moyenne 27 p.100 de lipides (par rapport à la matière sèche) dans le foie en 2ème semaine de lactation, ont pu produire plus de 39 kg de lait pendant le 2ème mois de lactation, sans troubles de la reproduction (PERKINS *et al.*, 1983).

b) Cétogénèse

Les mêmes remarques s'appliquent au développement de la cétogénèse en début de lactation. Plusieurs observations concordent pour montrer que, bien que la cétogénèse ne se développe qu'en présence d'une lipomobilisation intense, son niveau est notamment déterminé par la disponibilité en oxaloacétate mitochondrial. Celle-ci tend à diminuer avec l'intensification de la néoglucogénèse hépatique, liée à l'importance de la sécrétion de lactose par la mamelle, et varie d'autre part avec la disponibilité en nutriments gluco-formateurs (RADLOFF *et al.*, 1966 ; BAIRD, 1977, 1981 ; DALE *et al.*, 1979 ; SAUVANT et CHILLIARD, 1980 ; COULON, 1981). La coexistence chez les fortes productrices d'une lipomobilisation importante et d'un besoin élevé en glucose au pic de lactation (plus de 3 kg par jour pour une vache produisant 40 kg de lait, alors que le besoin est inférieur à 1 kg par jour à l'entretien), prédispose donc fortement ce type d'animal à une cétogénèse intense, comme en témoigne l'augmentation de la fréquence de cétoses avec l'élévation du niveau de production (SCHULTZ, 1974). Ceci n'est toutefois pas systématique, comme en témoigne l'absence presque totale de cétoses cliniques et les teneurs ''normales'' en corps cétoniques plasmatiques dans certaines expériences où des hautes productrices sont sous-alimentées (résultats non publiés).

Il est par ailleurs possible que certaines cétoses spontanées (cétoses de pléthore) résultent de l'utilisation de régimes trop riches en amidon et ne fournissant pas assez de nutriments lipogéniques. Ces régimes pourraient en effet favoriser une forte production laitière (via la fourniture de glucose), mais les besoins de la mamelle en lipides ne pourraient être couverts que par une lipomobilisation accrue entraînant une recrudescence de la cétogénèse (KRONFELD, 1982).

c) Néoglucogénèse

Il n'existe pas, à notre connaissance, de données sur l'influence éventuelle du potentiel de production sur la néoglucogénèse (1) hépatique, qui fournit la quasi totalité du glucose néosynthétisé disponible pour la synthèse du lactose par la mamelle. Il est plausible que les phénomènes observés en début de lactation (tabl. 1), notamment l'augmentation de la néoglucogénèse hépatique (KENNA *et al.*, 1981), soient exacerbés chez les fortes productrices. Toutefois, les corrélations inter-animal négatives, parfois observées entre glycémie et niveau de production laitière, à même stade de lactation (KITCHENHAM *et al.*, 1975 ; MILLER *et al.*, 1978 ; fig. 13) suggèrent que les augmentations de la néoglucogénèse hépatique et de l'absorption intestinale de glucose ne suffisent pas toujours à compenser totalement le prélèvement mammaire de glucose. Ceci est à relier au fait que chez le ruminant la néoglucogénèse dépend fortement de l'absorption de ses précurseurs tels le propionate, donc du niveau d'ingestion et des processus digestifs qui peuvent être limitants à cette période. Cette relation négative pourrait aussi refléter une augmentation du turn-over du glucose (BERGMAN, 1973) dont le prélèvement mammaire semble peu lié à sa concentration dans le sang artériel (BALDWIN *et al.*, 1980). Quoi qu'il en soit, la glycémie ne semble limiter la quantité de lait sécrétée que lorsqu'elle devient inférieure à 0,4 g/l environ (KRONFELD, 1976 ; ROOK, 1979).

(1) Synthèse de glucose à partir de précurseurs tels que le propionate, les acides aminés, le lactate...

3°) *Mamelle et composition du lait*

Le taux butyreux est influencé par la race et le génotype, ainsi que par le stade de lactation et l'alimentation, de façon opposée au niveau de production laitière (JARRIGE et JOURNET, 1959 ; AURIOL et JARRIGE, 1962). Malgré l'existence d'une corrélation génétique négative entre le taux butyreux et la quantité de lait produite, l'augmentation du niveau de production à l'intérieur d'une même race ne s'accompagne pas forcément d'une chute du taux butyreux du lait. Parmi les raisons possibles de ce maintien du taux butyreux on peut citer les effets d'une sélection sur les quantités de matières grasses ou protéiques sécrétées, d'une meilleure alimentation des animaux et/ou d'une liaison entre les critères sélectionnés et l'intensité de mobilisation des réserves corporelles en début de lactation (revue de CHILLIARD *et al.*, 1983).

En effet, en période de lipomobilisation, le tissu adipeux libère des acides gras (palmitique, stéarique et oléique essentiellement) dans le sang. Ceux-ci sont prélevés directement par le tissu mammaire en fonction de leur concentration sanguine, ou après recyclage par le foie sous forme de triglycérides des lipoprotéines (fig. 10). Il en résulte des augmentations importantes du taux butyreux et des teneurs et productions d'acides gras à 18 atomes de carbone dans le lait chez les animaux qui mobilisent fortement leurs réserves lipidiques (DECAEN et JOURNET, 1967 - fig. 12 - Revue de CHILLIARD *et al.*, 1983). Il est donc probable que ce facteur contribue au maintien d'un taux butyreux élevé en début de lactation chez les fortes productrices, bien que d'importantes variations individuelles soient prévisibles comme cela a été souligné plus haut pour les liaisons entre le niveau de production et la mobilisation des réserves.

4°) *Régulations hormonales*

Les particularités des hautes productrices évoquées ci-dessus sont probablement liées à leur état hormonal. De nombreuses hormones régulant le métabolisme et/ou intervenant dans la physiologie du cycle gestation-lactation sont susceptibles de moduler le métabolisme énergétique. Parmi celles qui ont été étudiées en relation avec le niveau de production laitière, nous envisagerons successivement l'hormone de croissance, l'insuline, la thyroxine, la prolactine, les oestrogènes et l'hormone placentaire lactogène. Il existe très peu de données sur le glucagon et les glucocorticoïdes.

a) Hormone de croissance

JOHNSON *et al.* (1976) ont observé, chez des vaches Holstein, que les concentrations plasmatiques en hormone de croissance sont plus élevées chez les fortes que chez les faibles productrices ; et HART *et al.* (1978) font la même observation en comparant des vaches laitières avec des vaches à viande recevant la même ration (fig. 15), ainsi que MILLER *et al.* (1978) en comparant des vaches à viande sous-alimentées et de potentiels laitiers différents. L'hormone de croissance semble jouer un rôle lipolytique majeur chez le ruminant (revue de TRENKLE, 1981) et à ce titre pourrait être impliquée dans les différents niveaux de lipomobilisation observés. Elle intervient aussi probablement dans l'entretien de la sécrétion lactée (article de C. DELOUIS) et éventuellement pour freiner l'utilisation périphérique du glucose, et épargner l'azote aminé, au profit du tissu mammaire. Ces effets expliquent probablement la stimulation de la production de lait consécutive à l'injection d'hormone de croissance en pleine lactation (MACHLIN, 1973 ; BINES *et al.*, 1980 ; PEEL *et al.*, 1983).

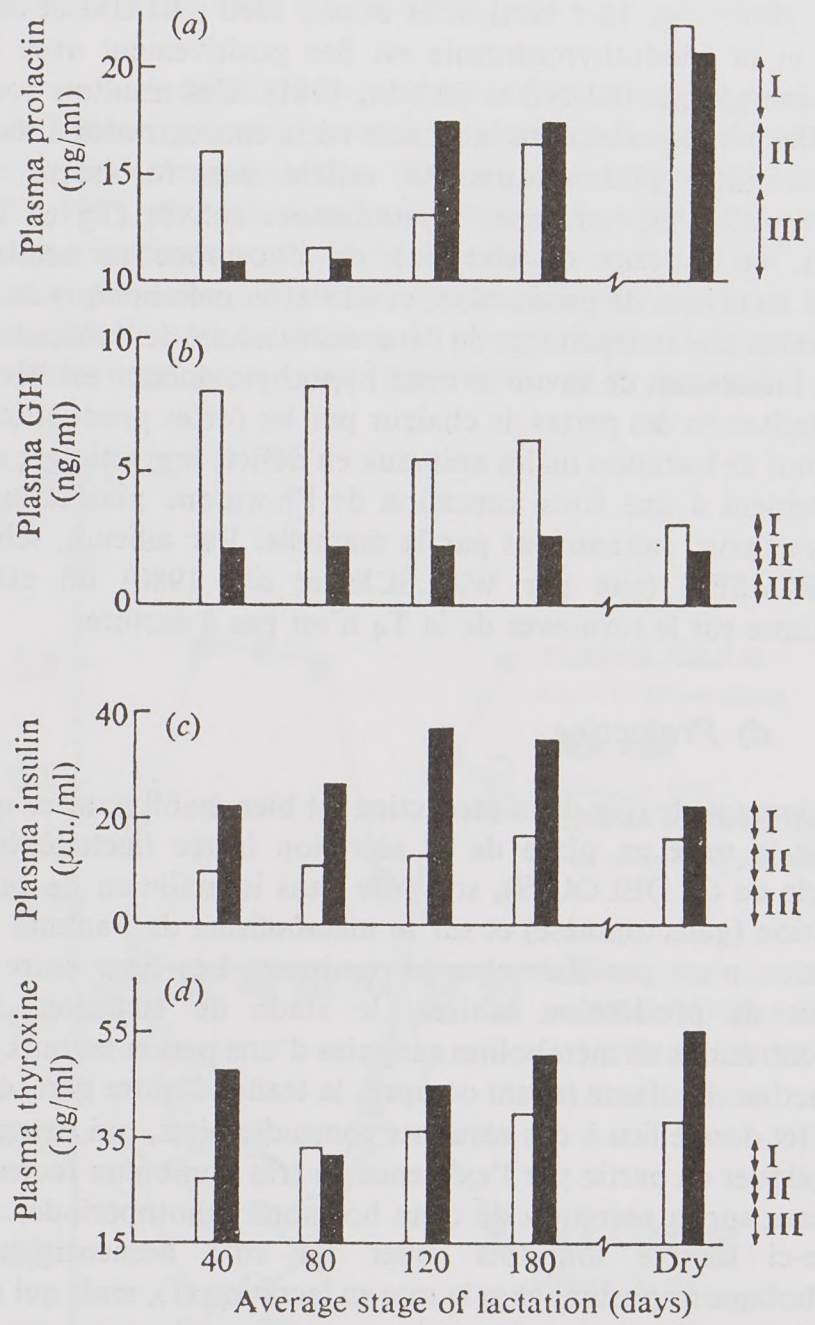


FIG. 15 : Concentrations plasmatiques en prolactine (a), hormone de croissance (b), insuline (c) et thyroxine (d) chez 8 vaches laitières (barres vides) et 8 vaches à viande (barres pleines) recevant la même ration (cf. fig. 13)

Plasma hormones in 8 dairy cows (open symbols) and 8 beef cows (closed symbols) as in figure 13

b) Insuline

Les concentrations en insuline circulante sont plus faibles chez les fortes que chez les faibles productrices (KOPROWSKI et TUCKER, 1973 ; HART *et al.*, 1978 ; fig. 15 ; WALSH *et al.*, 1980) bien que les corrélations (à même stade de lactation) ne soient pas toujours significatives. Cette hypoinsulinémie en début de lactation, particulièrement chez les fortes productrices, pourrait diminuer l'utilisation du glucose par les tissus périphériques extramammaires (BENNINK *et al.*, 1972) mais pas par la mamelle (HOVE, 1978 ; LAARVELD *et al.*, 1981) qui devient de ce fait prioritaire, probablement en raison de sa richesse en récepteurs à l'insuline (FLINT, 1982). Un rapport insuline/glucagon faible favoriserait de plus la néoglucogénèse hépatique intense nécessaire à une forte production laitière. Par ailleurs, l'action anabolique et antilipolytique de l'insuline sur le tissu adipeux serait alors fortement réduite (revues de BAIRD, 1981 ; TRENKLE, 1981).

c) Hormones thyroïdiennes

Les concentrations en hormones thyroïdiennes sont corrélées négativement avec le niveau de production laitière (voir par exemple VANJONACK et JOHNSON, 1975 ; HART *et al.*, 1978 ; fig. 15 ; WALSCH *et al.*, 1980 ; BLUM *et al.*, 1983) et la triodothyroninémie est liée positivement avec le bilan énergétique (KUNZ et BLUM, 1981). Ces résultats sont difficiles à interpréter dans la mesure où la concentration totale en hormones plasmatiques ne reflète pas forcément la concentration en hormones thyroïdiennes actives (T_3 et T_4 libres), où le taux de sécrétion de l'hormone ne semble pas lié au niveau de production, et où l'effet métabolique de la T_4 semble être indépendant de l'état nutritionnel de l'animal. Il serait intéressant de savoir si cette hypothyroxinémie est liée à une limitation des pertes de chaleur par les fortes productrices en début de lactation ou les animaux en déficit énergétique ; ou simplement à une forte captation de l'hormone plasmatique par les tissus, notamment par la mamelle. Par ailleurs, selon JOAKIMSEN (cité par WALSCH *et al.*, 1980) un effet génétique sur le turn-over de la T_4 n'est pas à exclure.

d) Prolactine

Alors que le rôle de la prolactine est bien établi pour ce qui est de la mise en place de la sécrétion lactée (lactogénèse) (article de C. DELOUIS), son rôle dans le maintien de cette sécrétion (galactopoïèse) et sur le métabolisme de l'animal en lactation n'est pas clair chez le ruminant. Les liens entre le niveau de production laitière, le stade de lactation, les concentrations en métabolites sanguins d'une part et les taux de prolactine circulante (avant ou après la traite) d'autre part, ont en effet donné lieu à des résultats contradictoires, qui peuvent s'expliquer en partie par l'existence de très nombreux facteurs agissant sur la sécrétion de cette hormone (photopériode,...). Celle-ci semble toutefois jouer un rôle homéorhétique catabolique important chez la rate en lactation (1), mais qui n'a pas été confirmé chez la vache en utilisant les mesures de concentrations en hormone circulante (SWAN, 1976 ; MILLER *et al.*, 1978). La richesse du foie de ruminant en récepteurs à la prolactine (DELOUIS *et al.*, communication personnelle) suggère toutefois que cette hormone intervient aussi dans les régulations métaboliques chez ces espèces.

e) Oestrogènes et hormone placentaire lactogène

Les hormones sécrétées par l'unité foeto-placentaire (oestrogènes, progestérone, corticostéroïdes, hormone placentaire lactogène) influencent le développement de la glande mammaire (cf. article de C. DELOUIS). Plusieurs auteurs ont rapporté des corrélations entre le poids de foetus, les taux circulants d'oestrogènes ou d'hormone placentaire lactogène et la production laitière ultérieure (TERQUI *et al.*, 1975 ; HAYDEN *et al.*, 1979 ; ERB *et al.*, 1980). Outre leur effet sur la glande mammaire, ces deux hormones pourraient aussi agir sur le métabolisme énergétique. Elles semblent être lipolytiques ou antilipogéniques chez la rate, mais cette action n'a pas été confirmé chez le ruminant (revue de VERNON, 1980).

(1) L'action de la prolactine sur le tissu adipeux de rate semble toutefois être une action indirecte sous dépendance de l'état fonctionnel de la mamelle (FLINT *et al.*, 1981)

f) Discussion

BAUMAN et CURRIE (1980) ont souligné l'existence probable d'interactions entre les régulations de type homéorhétique et homéostasique. Par exemple le glucose et l'insuline interviennent dans la régulation de type homéostasique du stockage des nutriments excédentaires dans le tissu adipeux. Il semble toutefois qu'en début de lactation le tissu adipeux de ruminant soit insensible *in vitro* à l'action antilipomobilisatrice du glucose et à l'action antilipolytique de l'insuline (METZ et VAN DER BERGH, 1977), ce qui suggère que dans ce cas les adaptations de type homéorhétique puissent venir ''court-circuiter'' les régulations homéostasiques de certains tissus (adipeux), détournant ainsi le flux de nutriments au profit d'autres tissus (mammaire) (2). Ces mécanismes mettent probablement en jeu l'équipement enzymatique des cellules (la non-réponse du tissu adipeux au glucose et à l'insuline pourrait résulter de son très faible potentiel enzymatique d'estérification des acides gras) ainsi que le nombre ou le degré d'affinité des récepteurs hormonaux.

Dans l'état actuel des connaissances, l'insuline et l'hormone de croissance sont les deux hormones qui semblent le plus certainement impliquées dans la régulation du métabolisme énergétique des fortes productrices en début de lactation, notamment au niveau de la lipomobilisation et de la néoglucogénèse (avec le glucagon). Là encore, les variations observées semblent pouvoir s'expliquer en grande partie par celles du bilan énergétique des animaux (BAUMAN et CURRIE, 1980) et de la composition des rations (BINES et HART, 1982).

Il semble toutefois qu'il faille distinguer le cas de l'insuline de celui de l'hormone de croissance. Ainsi, alors que l'insulinémie est toujours très bien corrélée avec le bilan énergétique des animaux (homéostase), l'hormone de croissance n'y serait sensible que chez l'animal en lactation ou en fin de gestation (homéorhèse). De plus, l'imprégnation du tissu adipeux par l'hormone de croissance (homéorhèse) en début de lactation pourrait expliquer la résistance de ce tissu à l'action homéostasique de l'insuline (VERNON, 1980, 1982), dont les teneurs sont en outre minimales à ce stade.

Il convient de rester prudent dans l'interprétation des associations entre des teneurs en hormones circulantes et des activités physiologiques ou métaboliques. En effet - les taux hormonaux fluctuent très largement au cours du nycthémère, - une relation apparente peut être liée à une autre hormone variant simultanément, non dosée ou inconnue, - une teneur en hormone ne renseigne pas sur son taux de sécrétion, sa fraction circulante active, son turn-over, le nombre de ses récepteurs dans les différents tissus, la liaison hormone-récepteurs, l'occupation des récepteurs par des molécules concurrentes, - le signal hormonal pourrait être traduit différemment selon l'état fonctionnel de la machinerie (enzymes,...) des cellules cibles.

Les recherches futures nous diront probablement si les différents types d'adaptation observés en début de lactation sont simplement exacerbés chez les fortes productrices, ou si

(2) Ceci pourrait expliquer que dans certaines expériences, en début de lactation, les régimes riches en amidon n'entraînent pas de chutes de taux butyreux, mais plutôt une cétose de ''pléthore'' (cf. § I.B.2.C.)

celles-ci se sont aussi différenciées sur d'autres caractères. Le niveau de lipomobilisation et les adaptations métaboliques en début de lactation sont-ils seulement la résultante du potentiel sécrétoire mammaire et de la capacité d'ingestion de l'animal (du bilan énergétique de l'animal) ? ou bien conditionnent-ils la réalisation du potentiel mammaire, compte tenu de l'impossibilité physique et physiologique dans laquelle sont les fortes productrices d'augmenter suffisamment le flux de nutriments absorbés ? Dans ce cas, quels sont les caractères (héritables ?) qui déterminent l'aptitude des différents individus à mobiliser ces réserves et à bien utiliser (au niveau mammaire et hépatique) les acides gras mobilisés (activité des glandes endocrines, équipement enzymatique et récepteurs hormonaux tissulaires,...)?

5°) Facteurs d'épargne énergétique et glucidique

On peut penser qu'un organisme animal en phase de déficit énergétique va mettre en jeu des mécanismes d'épargne. Il est en outre vraisemblable que ceux-ci portent plus sur les aspects permettant de maintenir les fonctions vitales de l'organisme, traduisant une priorité de l'homéostase sur l'homéorhèse (une inversion de ces priorités conduisant aux déviations pathologiques caractéristiques des fortes laitières -cf. article de D. SAUVANT, Y. SOYEUX et Y. CHILLIARD). Ces mécanismes d'épargne devraient concerner plus spécialement les métabolismes glucidiques et protéiques, pour lesquels les réserves mobilisables sont faibles.

Plusieurs modifications qui se produisent chez les fortes productrices en début de lactation vont dans ce sens (voir par exemple CHILLIARD *et al.,* 1983) :

- la stéatose hépatique physiologique pourrait permettre un stockage temporaire des AGNE mobilisés, redistribués ensuite sous forme de triglycérides, ou d'acétate et de corps cétoniques, évitant ainsi une déperdition lipidique massive et brutale par la mamelle (1) ;

- les acides gras longs mobilisés et prélevés par la mamelle inhibent et se substituent à la synthèse *de novo* d'acides gras par la mamelle, et peuvent en outre être catabolisés à des fins énergétiques. Il en résulte notamment une économie d'acétate et surtout de glucose, qui sont normalement utilisés dans ces voies métaboliques (fourniture d'ATP, de NADPH et de radicaux acetyl) ;

- l'oxydation des acides gras, se traduisant par la production hépatique de corps cétoniques et d'acétate,conduit aussi à une redistribution à court terme de l'énergie mobilisée, sous une forme différente, utilisable pour le métabolisme énergétique mammaire et la synthèse des acides gras à courte chaîne du lait (maintien d'un bas point de fusion des matières grasses sécrétées) ;

- les corps cétoniques exercent un feed-back négatif (homéostase) sur la lipomobilisation (homéorhèse) ;

(1) Ce phénomène semble toutefois être limité. En effet, les données de MAZUR, BAUCHART et CHILLIARD (1983, non publié) obtenues sur des vaches abattues (décrites dans le tableau 3) et les observations de COLLINS et REID (1980) sur biopsies de foie, suggèrent que les variations totales des lipides hépatiques n'excèdent que rarement 0,5 à 1 kg dans les conditions physiologiques.

- la faible insulinémie en début de lactation pourrait réduire l'utilisation du glucose par les tissus extra-mammaires (BAIRD, 1981), mécanisme homéorhétique d'épargne s'ajoutant aux mécanismes homéostasiques existant chez tous les ruminants (lipogénèse à partir de l'acétate et non du glucose ; oxydation partielle du glucose et recyclage du lactate,...) ;

- en début de lactation, ainsi que chez les animaux qui mobilisent plus fortement leurs réserves à un stade donné, le rapport lactose/minéraux diminue dans le lait (SAUVANT *et al.,* 1981 - fig. 16). Cet équilibre entre les éléments qui règlent osmotiquement la sortie de l'eau contenue dans le lait pourrait ainsi permettre, à même production laitière, une épargne supplémentaire de glucose au niveau mammaire, bien que ce tissu soit prioritaire pour l'utilisation de ce métabolite.

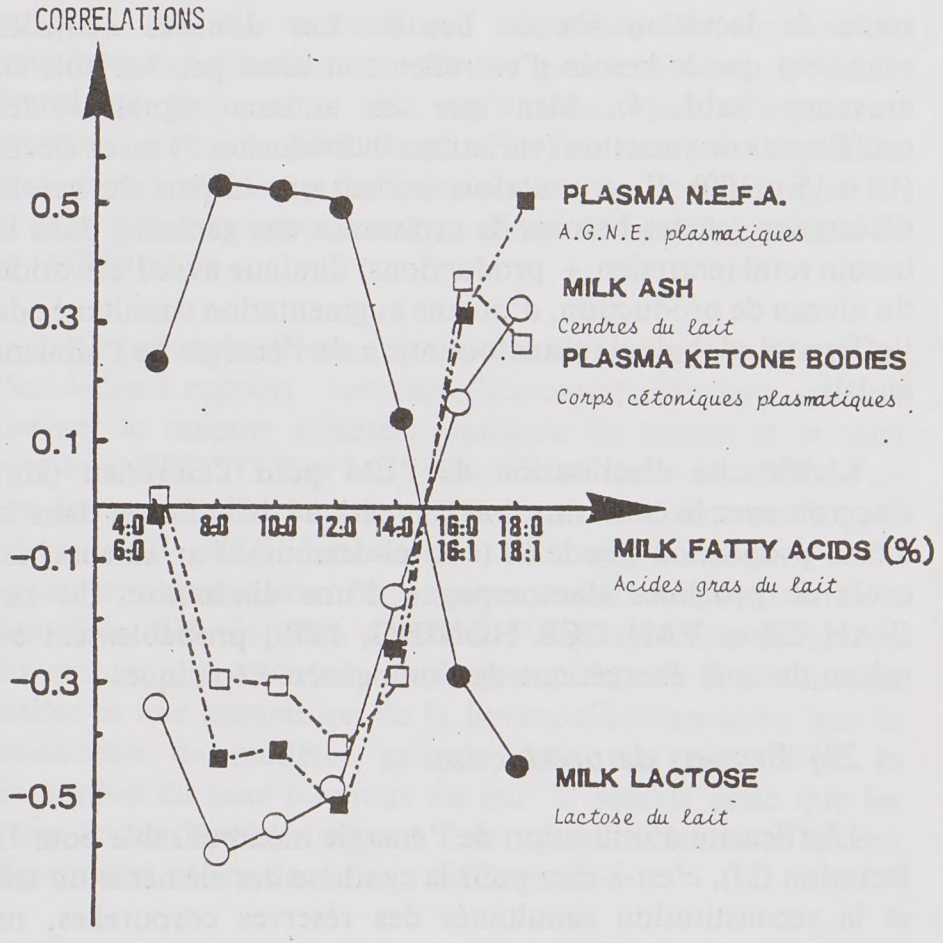


FIG. 16 : Relations entre les paramètres de la lipomobilisation et les teneurs en cendres et en lactose du lait chez la chèvre (SAUVANT *et al.,* 1983)

Relations between criteria of lipomobilization and milk ash and lactose content in goats

Valeurs calculées sur 32 chèvres laitières en 5ème semaine de lactation.

Values from 32 dairy goats in 5th week of lactation, unpublished data.

II. Influence du niveau de production laitière et de la composition des rations sur l'utilisation des nutriments pour la sécrétion du lait et la formation des réserves corporelles en pleine lactation

A) Utilisation de l'énergie métabolisable

L'accroissement du niveau de production laitière s'accompagne d'une augmentation des quantités ingérées, et de

modifications de composition des rations distribuées. L'influence de ces facteurs sur la transformation de l'énergie brute des aliments en énergie digestible et en énergie métabolisable est décrite dans l'article de M. DOREAU et B. REMOND.

1°) Besoin d'entretien

Le besoin d'entretien est généralement légèrement plus élevé chez la vache en lactation que chez la vache tarie (tabl. 4). Ceci pourrait résulter des dépenses supplémentaires liées à l'accroissement des activités ingestive, digestive et métabolique pendant la lactation, qui s'accompagnent d'une hypertrophie de certains organes (SMITH et BALDWIN, 1974 ; CANAS *et al.*, 1982).

On connaît mal l'influence du niveau de production et du stade de lactation sur ce besoin. Les données actuelles suggèrent que le besoin d'entretien soit assez peu variable en moyenne (tabl. 4), bien que les auteurs signalent des coefficients de variation (variations individuelles ?) assez élevés (10 à 15 p.100). Il est toutefois évident que la part du besoin d'entretien (et des besoins de croissance des génisses) dans le besoin total (entretien + productions) diminue avec l'élévation du niveau de production, d'où une augmentation simultanée de l'efficacité globale de transformation de l'énergie de l'aliment en lait.

L'efficacité d'utilisation de l'EM pour l'entretien (km) s'accroît avec la concentration énergétique de la ration dans la même proportion que le kl (voir ci-dessous). Par ailleurs, un excès de protéines s'accompagne d'une diminution du km (VAN ES et VAN DER HONING, 1979) probablement en raison du coût énergétique de l'uréogénèse hépatique.

2°) Besoins de production

L'efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable pour la lactation (kl), c'est-à-dire pour la synthèse des éléments du lait et la reconstitution simultanée des réserves corporelles, ne semble pas être modifiée par le niveau de production et le stade de lactation et elle est comparable pour ces deux fonctions chez l'animal en lactation (fig. 17 - tabl. 4 ; HOFFMAN *et al.*, 1974 ; VAN ES et VAN DER HONING, 1979). Elle augmente par ailleurs avec la concentration énergétique de la ration (EM/EB) qui accompagne généralement l'augmentation du niveau de production (kl = 0, 60 + 0,24 (q-0,57)), soit une plage de variation de 57 à 63 p.100 avec les rations classiques ; (VERMOREL, 1978) (1).

Cette constante apparente du kl peut toutefois s'accompagner de variations dans le partage de l'utilisation de l'énergie métabolisable entre la production du lait et le dépôt corporel.

B) Partage de l'énergie entre le lait et les réserves corporelles

En effet, ce partage de l'énergie dépend du stade de lactation (et éventuellement de gestation), du potentiel de production de l'animal, du niveau des apports alimentaires, de la composition de la ration (valeur laitière) et du passé de l'animal (état corporel). Les figures 5, 6 et 7 permettent d'évaluer approximativement les cinétiques possibles des dépôts de lipides, de protéines et d'énergie en pleine lactation.

(1) Les coefficients de variation observés dans les différentes mesures du kl sont par ailleurs assez élevés.

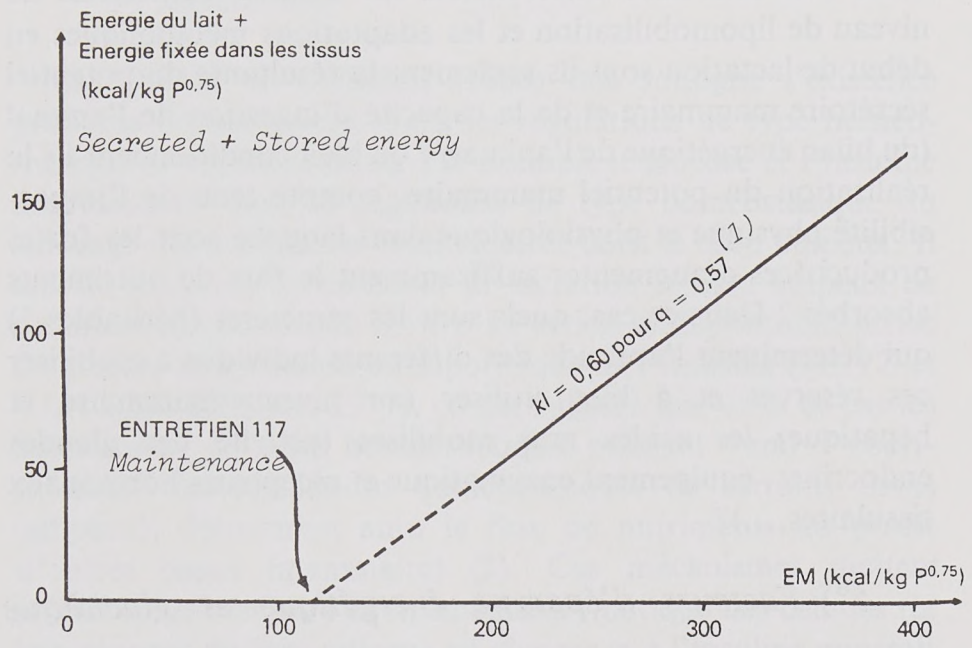


FIG. 17 : Détermination du rendement (kl) de l'énergie métabolisable (EM) pour la lactation et du besoin d'entretien de la vache laitière, d'après les données de VAN ES (1975)

Efficiency (kl) of metabolisable energy (EM) for lactation and maintenance requirement in dairy cow, adaptated from VAN ES (1975)

(1) q = EM/EB ; EB = gross energy

1°) Influence du niveau des apports alimentaires et de la composition des rations

a) Niveau des apports alimentaires

L'augmentation de production laitière correspondant à un accroissement de l'ingestion d'énergie métabolisable est d'autant plus élevée que l'animal est davantage sous-alimenté par rapport au besoin théorique, qu'il est en début de lactation et que son potentiel de production est plus élevé (revues de JOURNET, 1978 ; WIKTORSSON, 1979 ; BROSTER, 1980 - fig. 18). Tout se passe donc comme si la réponse était d'autant plus grande que l'écart entre le niveau des apports alimentaires et le potentiel mammaire (en fonction du stade de lactation ou du niveau de production) s'accroissait. Lorsque cet écart se comble ou s'inverse, l'excédent d'énergie métabolisable se dépose sous forme de réserves corporelles. Une autre explication pourrait être que la concurrence du tissu adipeux vis à vis de la mamelle est plus grande en fin de lactation qu'au début (en raison du passage d'un état catabolique à un état anabolique de ce tissu) et chez les faibles que chez les fortes productrices ?

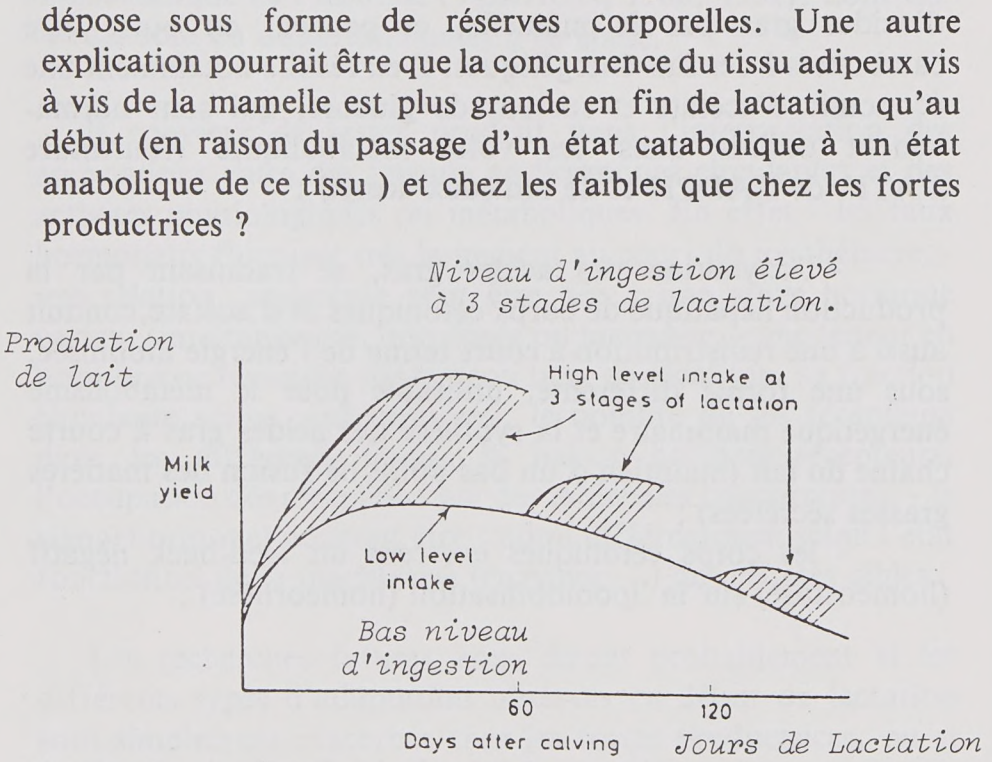
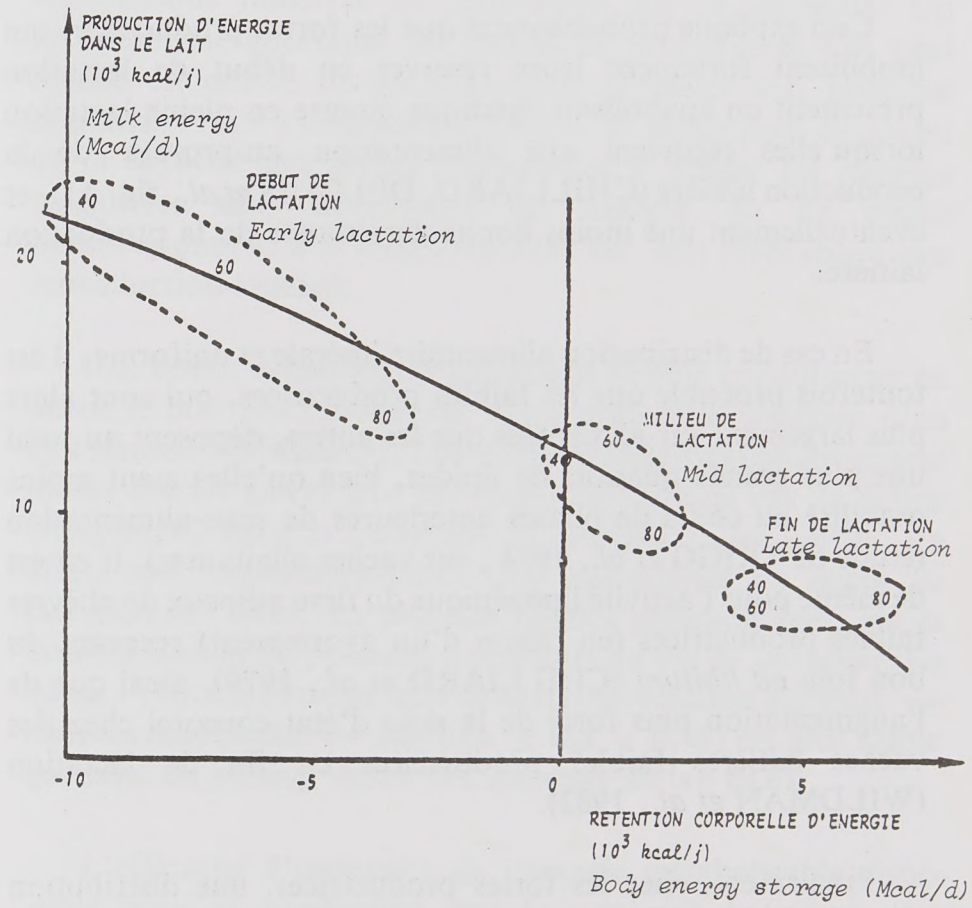


FIG. 18 : Influence du stade de lactation sur la réponse à un supplément alimentaire (cité par SWAN, 1976)

Decline in response to extra food as lactation advances (*Broster* et al., *1969*)

La réponse des animaux varie aussi avec les conditions d'exploitation. Ainsi, en distribuant 4 fois par jour des rations très concentrées, en trayant à la main 4 fois par jour et en retardant la saillie, des vaches ayant une production de 7000 kg en 305 jours sont passées à 11000 kg en 365 jours avec un rendement énergétique normal (0,4 UF/kg lait) (LARSEN et ESKEDAL, 1952).

b) Composition des rations



	Rapport Foin /Concentré *Ratio Hay/concentrate*		
	60/40	40/60	20/80
E.M. Ingérée *ME intake*	36,1	36,4	34,9
Energie retenue *Retained energy*	11,9	12,6	12,2
Energie du lait *Milk energy*	13,9	13,2	10,4
Energie fixée (tissus) *Body energy storage*	-2,0	-0,5	+1,7
Taux butyreux (°/₀₀) *Milk fat content*	35	30	27
C_2/C_3 rumen *Ruminal C2/C3*	3,3	2,6	2,0

FIG. 19 : Influence du rapport foin/concentré et du stade de lactation sur la partition de l'énergie nette entre le lait et les réserves corporelles chez la vache laitière (d'après FLATT *et al.*, 1969)

Effect of hay : concentrate ratio and lactation stade on net energy partition between milk and body stores in the dairy cow (*adaptated from FLATT* et al., *1969*)

40, 60, 80 = pourcentage d'aliment concentré dans la ration
= *percent concentrate in feed*

Il est bien connu que l'utilisation de *rations riches* (*50 à 70 p.100*) *en céréales* (*amidon*) et/ou en fourrages finement broyés et condensés s'accompagne fréquemment de chutes importantes du taux et de la production de matières grasses du lait, surtout lorsqu'elles sont distribuées *ad libitum*. Parallèlement à la diminution de l'énergie sécrétée dans le lait, il se produit une augmentation de l'énergie déposée par l'animal (ou une diminution de l'énergie mobilisée) (fig. 19).

Parmi les explications avancées, la plus généralement admise est qu'avec ces régimes les productions de propionate et de lactate dans le rumen sont accrues, et que la glycémie et l'insulinémie augmentent (JENNY et POLAN, 1975), ce qui favoriserait le dépôt d'énergie dans le tissu adipeux (pleine lactation) ou freinerait la lipomobilisation (début de lactation) (1) au détriment de la lipogénèse mammaire. Il est par ailleurs possible que la quantité et l'équilibre des nutriments lipogéniques absorbés ne soient pas optimaux pour la lipogénèse mammaire, bien qu'il existe peu d'arguments expérimentaux à ce sujet. De plus, les fermentations ruminales deviennent instables, et il peut en résulter des chutes d'ingestion et de production importantes en début de lactation (article de M. JOURNET).

L'élévation du niveau des apports alimentaires à elle seule, c'est-à-dire à rapport fourrages/concentrés constant, suffit à abaisser le rapport acétate/propionate du rumen et le taux butyreux (BROSTER *et al.*, 1979). Ces auteurs ont attribué un lien de cause à effet à ces deux observations et ont conclu qu'il existe un effet additif du rapport fourrages/concentrés et du niveau alimentaire pour faire baisser le taux butyreux du lait. Toutefois, d'après leurs données, l'augmentation du niveau alimentaire se traduit par une augmentation de la production laitière et une diminution de la lipomobilisation alors que la *production* de matières grasses varie très peu, d'où la diminution du taux butyreux du lait. Il semble donc que les effets de ces facteurs (rapport fourrages/concentrés et niveau alimentaire) soient de natures différentes.

Il existe peu d'expériences où l'on peut analyser objectivement l'influence du potentiel de production des animaux sur l'utilisation de régimes très concentrés. Toutefois, comme nous l'avons signalé plus haut, l'augmentation des niveaux moyens de production et le recours à des rations plus concentrées ne se sont pas traduits par des chutes de taux butyreux à l'intérieur d'une même race (revue de CHILLIARD *et al.*, 1983). Il est donc probable que les fortes productrices soient capables d'utiliser rapidement de plus grandes quantités de propionate, glucose,... pour la production laitière, sans perturber leur faciès hormonal et métabolique global favorable à une orientation des nutriments vers la mamelle.

La teneur de la ration *en protéines digestibles dans l'intestin et sa composition en acides aminés* peuvent aussi influencer le métabolisme énergétique et la valeur laitière de la ration (article de R. VERITE). Ainsi, à même niveau d'ingestion d'énergie, l'utilisation de tourteaux tannés ou l'infusion de caséine dans la caillette permettent d'augmenter les quantités de lait produites, et s'accompagnent d'une mobilisation accrue des réserves lipidiques (VERITE et JOURNET, 1977 ; ORSKOV *et al.*, 1977 ; JOURNET et REMOND, 1981). Outre une éventuelle

(1) Observations *in vivo* qui conduisent d'ailleurs à nuancer les résultats obtenus *in vitro* (cf. § I.B.4.f) sur l'insensibilité du tissu adipeux aux stimuli lipogéniques en début de lactation.

stimulation de la sécrétion d'hormone de croissance par certaines protéines ou acides aminés (revue de BINES et HART, 1982), il est possible qu'un apport supplémentaire d'acides aminés au niveau mammaire permette à lui seul une meilleure extériorisation du potentiel sécrétoire, si ceux-ci étaient limitants. L'augmentation des besoins énergétiques qui en résulte est couverte soit par la lipomobilisation, soit par une augmentation de l'ingestion si les animaux sont *ad libitum*. Il est à noter que l'effet positif des suppléments protéiques sur la production laitière et la sécrétion d'hormone de croissance est moins net avec les régimes riches en amidon qui favorisent la sécrétion d'insuline, s'opposant ainsi à l'effet de la GH sur le partage des nutriments en faveur de la mamelle (revue de BINES et HART, 1982).

L'apport de lipides dans la ration n'est par ailleurs pas à négliger. En effet, l'apport d'acides gras longs par les rations classiques est faible (1 à 3 p.100 de la MS), et ne couvre pas toujours le besoin en acides gras longs (stéarique et oléique essentiellement) de la mamelle, puisque celle-ci est incapable de synthétiser des acides gras ayant plus de 16 atomes de carbone. Par ailleurs, la synthèse d'acides gras à partir d'acétate consomme de l'énergie si bien que le rendement de la lipogénèse à partir de précurseurs courts est moins bon qu'à partir d'acides gras longs. Ainsi, KRONFELD (1976) a calculé que le rendement théorique d'utilisation de l'énergie métabolisable ingérée pour la production laitière est maximum lorsque celle-ci se compose pour 16 p.100 d'acides gras longs exogènes, 16 p.100 d'acides aminés, 5 p.100 de glucose exogène, 24 p.100 d'acide propionique et 39 p.100 d'acides acétique et butyrique, et ceci a pu être vérifié dans des expériences où l'on faisait varier l'apport de lipides (BRUMBY *et al.*, 1978 ; KRONFELD *et al.*, 1980).

En début de lactation, un apport supplémentaire de lipides à la mamelle est assuré soit par la lipomobilisation, soit par la distribution de lipides sous une forme ne perturbant pas les fermentations du rumen, ce qui permet de mieux couvrir les dépenses énergétiques (donc de limiter généralement la mobilisation) tout en épargnant du glucose. *En pleine lactation,* avec des rations pauvres en lipides, les acides gras longs non fournis par l'alimentation doivent provenir des synthèses microbiennes dans le rumen et surtout d'un cycle lipogénèse *de novo*/lipomobilisation dans le tissu adipeux, puisque ce tissu est le principal site extramammaire de la lipogénèse *de novo* chez le ruminant, et qu'il peut allonger les chaînes d'acides gras jusqu'à 18 atomes de carbone (revue de CHILLIARD *et al.*, 1983). Toutefois, avec des rations riches en amidon, la forte insulinémie peut se traduire par un blocage de la lipomobilisation et donc par une carence relative en acides gras longs au niveau mammaire. Par contre, en jouant sur les apports de cellulose, de lipides et/ou de protéines il est possible de satisfaire les besoins mammaires soit directement (apport de lipides alimentaires) soit grâce à un équilibre tissu adipeux - mamelle satisfaisant (cycle lipogénèse - lipomobilisation probablement permis par un rapport GH/insuline assez élevé ; le rapport glucagon/insuline étant par ailleurs favorable à la néoglucogénèse hépatique).

2°) *Effets rémanents de la mobilisation et du stockage des réserves corporelles*

Les tissus adipeux des femelles laitières passent successivement par des phases cataboliques (fin de gestation - début de lactation) et anaboliques (pleine lactation et majeure partie de la gestation) ; or, les facteurs qui exacerbent une de ces phases entraînent généralement une accentuation de la phase inverse dans la période qui suit (effet de pendule) : à un stockage d'énergie accru avant mise-bas correspond généralement une lipomobilisation accrue en début de lactation ; une mobilisation accrue en fin de gestation ou en début de lactation est suivie elle-même par un partage de l'énergie en pleine lactation au profit des réserves corporelles (fig. 6 - Revues de JOURNET et REMOND, 1978 ; SAUVANT, 1981 ; CHILLIARD *et al.*, 1983).

Ceci explique probablement que les fortes productrices qui mobilisent fortement leurs réserves en début de lactation présentent un anabolisme lipidique intense en pleine lactation lorsqu'elles reçoivent une alimentation au prorata de la production laitière (CHILLIARD, DELOUIS *et al.*, fig. 11), et éventuellement une moins bonne persistance de la production laitière.

En cas de distribution alimentaire libérale et uniforme, il est toutefois probable que les faibles productrices, qui sont alors plus largement sur-alimentées que les autres, déposent au total une plus grande quantité de lipides, bien qu'elles aient moins mobilisé au cours de phases antérieures de sous-alimentation (étude de TRIGG *et al.*, 1974 ; sur vaches allaitantes). Il en est de même pour l'activité lipogénique du tissu adipeux de chèvres faibles productrices (en raison d'un avortement) recevant du bon foin *ad libitum* (CHILLIARD *et al.*, 1979), ainsi que de l'augmentation plus forte de la note d'état corporel chez des vaches laitières faibles productrices en fin de lactation (WILDMAN *et al.*, 1982).

Finalement, chez les fortes productrices, une distribution assez libérale d'aliment pendant la partie descendante de la lactation devrait permettre une production laitière maximale dans cette phase, avec une bonne persistance (satisfaction du potentiel mammaire), et simultanément la reconstitution des réserves mobilisées en début de lactation, avec une efficacité énergétique d'environ 60 p.100 au lieu de 45 p.100 environ chez des animaux taris (tabl. 4). Cette reconstitution est en effet nécessaire tant du point de vue de la physiologie de l'animal (retour au ''point d'équilibre'' de l'état corporel) que de la préparation du prochain début de lactation.

III. Conclusion - Conséquences pratiques

L'accroissement du potentiel de production des ruminants laitiers ne s'accompagne pas d'augmentation équivalente des capacités d'ingestion et de digestion en début de lactation. La mobilisation des réserves corporelles qui en résulte (ou le rend possible) concerne essentiellement les lipides. La mobilisation des protéines corporelles est plus faible, mais non négligeable ni sans risques chez les fortes productrices sous-alimentées et semble être de plus courte durée. En outre, les besoins en glucose de la mamelle ne peuvent être satisfaits que par une intensification de la néoglucogénèse couplée à divers mécanismes d'épargne.

L'intensité et la durée de la mobilisation lipidique dépendent à la fois du niveau de production laitière, de l'état

d'engraissement au vêlage et du niveau et des caractéristiques de la ration. Cette mobilisation peut se prolonger dans certains cas au-delà du premier mois de la lactation.

De plus, avec une ration donnée, l'intensité de mobilisation des réserves corporelles peut varier chez des individus de même potentiel de production. Parmi les facteurs de variation possibles, les plus probables sont des différences dans les capacités d'ingestion et de digestion, dans le niveau des réserves corporelles (en interaction avec l'appétit), dans la capacité du métabolisme et des sécrétions hormonales à s'adapter aux exportations massives de nutriments par la mamelle. Un déterminisme génétique des modalités particulières que peut mettre en œuvre l'organisme pour exprimer son potentiel mammaire reste à démontrer. Il en est de même pour ce qui est de la capacité des fortes productrices à utiliser les réserves mobilisées sans développer de stéatose ou de cétose pathologiques et à se maintenir dans un état favorable à une reproduction annuelle.

Une bonne homéostasie glucidique semble conditionner en partie le bon fonctionnement mammaire et le maintien d'un état sanitaire satisfaisant. Les fortes productrices maintiennent mieux que les autres leur production laitière en cas de déficit énergétique, mais la plasticité du système a des limites. En effet, une sous-alimentation trop importante en début de lactation se traduit, en plus des risques pathologiques, par la non-réalisation du potentiel mammaire au pic de lactation. En outre, l'efficacité énergétique de la transformation aliments → réserves corporelles → lait (0,6 × 0,8 = 0,48) est plus faible que celle du passage direct des aliments au lait (0,6).

L'efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable disponible pour la production par le ruminant laitier est peu dépendante de l'élévation du niveau de production, et varie essentiellement avec la concentration énergétique de la ration qui l'accompagne généralement. Ceci peut s'expliquer par la forte dépendance des synthèses mammaires et adipeuses vis-à-vis du glucose (fig. 20), puisque ces rations favorisent généralement l'absorption de substrats glucoformateurs, ainsi que par la diminution des dépenses d'énergie liées au repas et à la digestion, avec les rations concentrées.

Toutefois, le principal facteur de variation de l'utilisation de l'énergie métabolisable disponible pour les productions réside dans le partage des nutriments (fig. 10) entre le lait (la mamelle) et les réserves corporelles (les tissus adipeux principalement). Pour un animal donné, le recours à des rations plus riches en amidon tend à orienter le flux de nutriments vers le tissu adipeux et à faire chuter le taux butyreux du lait du fait d'une absorption excessive de composés glucoformateurs, et elles peuvent aussi entraîner des troubles digestifs. Il en résulte la recherche nécessaire d'un compromis entre l'utilisation de rations concentrées favorisant une ingestion élevée d'énergie métabolisable efficacement utilisable d'une part, et d'autre part le maintien de facies digestifs et métaboliques favorables à la sécrétion mammaire (fig. 20), c'est-à-dire ne provoquant pas d'hyperinsulinémie.

Le partage des nutriments sera aussi conditionné par le besoin de récupération de l'organisme (reconstitution des réserves corporelles et préparation du prochain cycle gestation - lactation) et la diminution du potentiel mammaire (nombre et activité des cellules) avec l'avancement de la lactation et de la

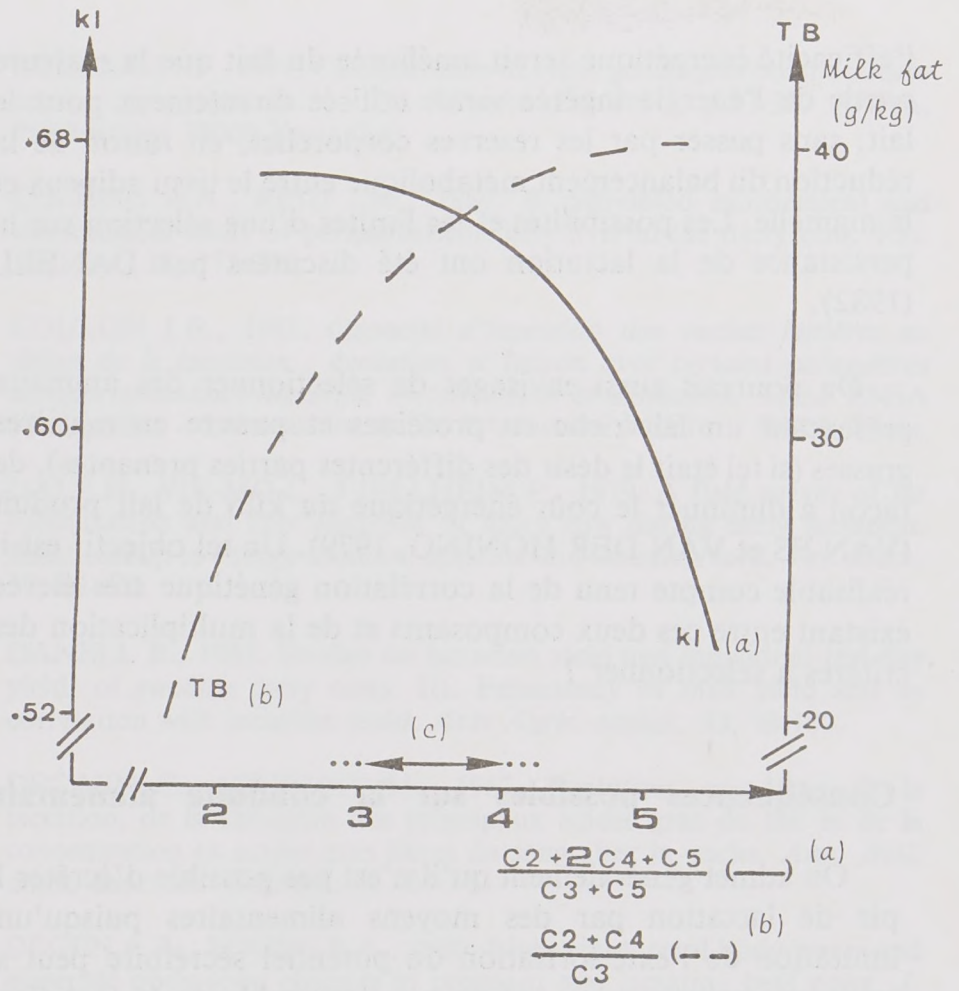


FIG. 20 : Relations entre les teneurs relatives en acides gras volatils du rumen, l'efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable pour la lactation (kl), et le taux butyreux du lait

(a) calculs d'ORSKOV (1977) pour le kl.
(b) adapté d'après OLDHAM et SUTTON (1979) pour le taux butyreux.
(c) zone permettant une forte sécrétion de matières grasses avec une efficacité énergétique élevée.

Relationship between ruminal volatile fatty acid proportions, efficiency of me utilization for lactation (kl) and milk fat content

(a) *calculations by ORSKOV (1977) for kl.*
(b) *adaptated from OLDHAM and SUTTON (1979) for fat content.*
(c) *range permitting a high milk fat secretion together with a high energetic efficiency*

gestation. Au niveau du tissu mammaire on connaît encore très mal les influences nutritionnelles sur la mise en place, le déclenchement et le maintien de l'activité sécrétoire. Les relations entre maximisation du pic de production, mobilisation des réserves en début de lactation et persistance ultérieure de la lactation demandent à être précisées.

Conséquences possibles sur la sélection des animaux

La sélection d'animaux forts producteurs présentant, pour une même production, des courbes de lactation plus plates (pic écrêté et meilleure persistance) pourrait présenter de nombreux avantages pratiques. En effet, il serait possible dans ce cas de limiter la sous-alimentation en début de lactation (donc de bien extérioriser le potentiel) sans trop augmenter la distribution d'aliments concentrés (de façon à éviter les troubles digestifs et métaboliques liés à un déficit relatif en fourrages grossiers). Les risques de troubles métaboliques et de reproduction liés à une lipomobilisation excessive seraient parallèlement amoindris. De plus, le potentiel sécrétoire élevé persistant en pleine lactation lorsque la capacité d'ingestion de l'animal est maximum permettrait une bonne valorisation des fourrages. Par ailleurs,

l'efficacité énergétique serait améliorée du fait que la majeure partie de l'énergie ingérée serait utilisée directement pour le lait, sans passer par les réserves corporelles, en raison de la réduction du balancement métabolique entre le tissu adipeux et la mamelle. Les possibilités et les limites d'une sélection sur la persistance de la lactation ont été discutées par DANELL (1982).

On pourrait aussi envisager de sélectionner des animaux présentant un lait riche en protéines et pauvre en matières grasses (si tel était le désir des différentes parties prenantes), de façon à diminuer le coût énergétique du kilo de lait produit (VAN ES et VAN DER HONING, 1979). Un tel objectif est-il réalisable compte tenu de la corrélation génétique très élevée existant entre ces deux composants et de la multiplication des critères à sélectionner ?

Conséquences possibles sur la conduite alimentaire

On admet généralement qu'il n'est pas possible d'écrêter le pic de lactation par des moyens alimentaires puisqu'une limitation de l'extériorisation du potentiel sécrétoire peut se traduire par une perte accrue sur l'ensemble de la lactation, d'où la nécessité d'extérioriser au maximum ce potentiel mammaire dès les premières semaines de lactation, en particulier par une alimentation azotée correcte. Plusieurs stratégies sont alors possibles pour tenter de satisfaire les besoins énergétiques de l'animal :

- essayer de couvrir au maximum les besoins instantanés en énergie de l'animal, en apportant un régime à haute concentration énergétique, donc en utilisant des aliments coûteux et pouvant concurrencer l'alimentaiton des espèces monogastriques. Afin de réduire les inconvénients liés à l'amidon, ces aliments concentrés pourraient contenir des matières premières riches en cellulose digestible (pulpes de betteraves, d'agrumes,...), ou en lipides protégés naturellement (graines) ou artificiellement, de façon à maximiser l'ingestion d'énergie sans perturber le fonctionnement du rumen. Une distribution trop restrictive de fourrage ou une distribution trop libérale de concentrés ne sont toutefois pas sans inconvénients, même dans des conditions très intensives d'exploitation (AMIR et KROLL, 1979), et ne correspondent pas toujours à l'optimum économique (DOYLE, 1983) ;

- utiliser le volant énergétique de l'animal, en tolérant un déficit énergétique et une mobilisation des réserves adipeuses plus importants mais en couvrant le mieux possible les besoins azotés. Le maintien d'une production laitière élevée, d'un état sanitaire et d'une reproduction satisfaisants ne peut toutefois être obtenu que si cette mobilisation des réserves n'est ni trop intense ni trop longue(1). Il importe donc de distribuer en grande quantité des fourrages très ingestibles et énergétiques et d'optimiser le rationnement azoté à chaque niveau de production (JOURNET, 1978). Cette stratégie devrait maximiser la sécrétion de matières grasses. Chez les très fortes productrices, du concentré pourrait être distribué en quantité constante (après 2-3 semaines de lactation) de façon à ce que la ration totale couvre les besoins énergétiques correspondant à 30 kg de lait à 4 p.100 (WIKTORSSON, 1979).

En pleine lactation, la reconstitution des réserves pourra aussi s'effectuer en utilisant un niveau élevé de fourrages de qualité. Le maintien simultané d'une bonne persistance des productions de lait et de matières grasses exige en effet l'utilisation de rations ayant à la fois une bonne valeur laitière et un bon rendement énergétique (JOURNET *et al.*, 1976 - fig. 20). L'administration d'hormone de croissance (BINES et HART, 1982), si celle-ci devient disponible industriellement, pourrait aussi être envisagée afin de retarder la reprise de poids et de maximiser la production pendant la deuxième partie de la lactation.

Les conséquences de ces deux types de conduites sur la production laitière annuelle (lactation entière) sont encore mal connues. Dans tous les cas on se gardera d'une suralimentation et d'un engraissement trop poussés des animaux pendant la période sèche, de façon à éviter les multiples inconvénients qui en résultent (HAALSTRA et MALESTEIN, 1979). L'influence d'une sous-alimentaiton globale (énergie et azote) en fin de gestation et/ou en début de lactation sur la persistance et la production laitière annuelle demande par ailleurs à être précisée, notamment en raison de la capacité éventuelle de récupération partielle de la moindre production en début de lactation, et de l'intérêt possible d'une telle conduite alimentaire selon les conditions technico-économiques.

(1) Des études restent à mener pour savoir s'il est possible de réduire les effets néfastes d'une mobilisation intense des réserves lipidiques par l'apport de nutriments ou molécules spécifiques (minéraux, vitamines, acides aminés, etc...).

Références bibliographiques

AMIR S., KROLL O., 1979. The Israeli Dairy Farming Systems. In W.H. Broster et H. Swan "*Feeding strategy for the high yielding dairy cow*", p. 230-257. (Granada Publ. Ltd).

AURIOL P., JARRIGE R., 1962. Possibilités de modifier la composition du lait. Fed. int. Laiterie, Bull. 1962, Partie II, 1-39.

BAIRD G.D., 1977. Aspects of ruminant intermediary metabolism in relation to ketosis. *Biochem. Soc. Trans.*, **5**, 819-827.

BAIRD G.D., 1981. Metabolic modes indicative of carbohydrate status in the dairy cow. *Fed. Proc.*, **40**, 2530-2535.

BALDWIN R.L., SMITH N.E., 1971. Intermediary aspects and tissue interactions of ruminant fat metabolism. *J. Dairy Sci.*, **54**, 583-595.

BALDWIN R.L., SMITH N.E., TAYLOR J., SHARP M., 1980. Manipulating metabolic parameters to improve growth rate and milk secretion. *J. anim. Sci.*, **51**, 1416-1428.

BATH D.L., RONNING M., MEYER J.H., LOFGREEN G.P., 1965. Caloric equivalent of liveweight loss of dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, **48**, 374-380.

BAUMAN D.E., CURRIE W.B., 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation : a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *J. Dairy Sci.* **63**, 1514-1529.

BELYEA R.L., FROST G.R., MARTZ F.A., CLARK J.L., FORKNER L.G., 1978. Body composition of dairy cattle by potassium - 40 liquid scintillation detection. *J. Dairy Sci.*, **61**, 206-211.

BENNINK M.R.. MELLENBERGER R.W., FROBISH R.A., BAUMAN D.E., 1972. Glucose oxydation and entry rate as affected by the initiation of lactation (Abstr.). *J. Dairy Sci.*, **55**, 712-713.

BERANGER C., ROBELIN J., 1978. Estimation du poids des contenus digestifs des bovins à partir du poids du contenu de rumen. *Ann. Zootech.,* **27**, 639-645.

BERGMAN E.N., 1973. Glucose metabolism in ruminants as related to hypoglycemia and ketosis. *Cornell Vet.,* **63**, 341-382.

BINES J.A., HART I.C., 1982. Metabolic limits to milk production, especially roles of growth hormone and insulin. *J. Dairy Sci.,* **65**, 1375-1389.

BINES J.A., HART I.C., MORANT S.V., 1980. Endocrine control of energy metabolism in the cow : the effect on milk yield and levels of some blood constituents of injecting growth hormone and growth hormone fragments. *Br. J. Nutr.,* **43**, 179-188.

BLUM J.W., KUNZ P., LEUENBERGER H., GAUTSCHI K., KELLER M., 1983. Thyroid hormones, blood plasma metabolites and haematological parameters in relationship to milk yield in dairy cows. *Anim. Prod.,* **36**, 93-104.

BOTTS R.L., HEMKEN R.W., BULL L.S., 1979. Protein reserves in the lactating dairy cow. *J. Dairy Sci.,* **62**, 433-440.

BROSTER W.H., 1980. Developments in feeding dairy cows. *Adas Q. Rev.* **39**, 234-255.

BROSTER W.H., BROSTER V.J., SMITH T., 1969. Experiments on the nutrition of the dairy heifer. VIII. Effect on milk production of level of feeding at two stages of the lactation.. *J. agric. Sci., Camb.,* **72**, 229-245.

BROSTER W.H., SUTTON J.D . BINES J.A., 1979. Concentrate : forage ratios for high yielding dairy cows. In W. Haresign et D. Lewis *''Recent advances in animal nutrition''*, p. 99-126, (Butterworths, London).

BRUMBY P.A., STORRY J.E., BINES J.A., FULFORD R.J., 1978. Utilization of energy for maintenance and production in dairy cows given protected tallow during early lactation. *J. agric. Sci., Camb.,* **91**, 151-159.

BRYANT D.T.W., SMITH R.W., 1982. The effect of lactation on protein synthesis in ovine skeletal muscle. *J. agric. Sci., Camb.,* **99**, 319-323.

CANAS R., ROMERO J.J., BALDWIN R.L., 1982. Maintenance energy requirements during lactation in rats. *J. Nutr.,* **112**, 1876-1880.

CHIGARU P.R.N., TOPPS J.H., 1981. The composition of body-weight changes in underfed lactating beef cows. *Anim. Prod.,* **32**, 95-103.

CHILLIARD Y., SAUVANT D., HERVIEU J., DORLEANS M., MORAND-FEHR P., 1977. Lipoprotein lipase activity and composition of omental adipose tissue as related to lipid metabolism of the goat in late pregnancy and early lactation. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.,* **17**, 1021-1033.

CHILLIARD Y., DURAND G., SAUVANT D., MORAND-FEHR P., 1978. Activité métabolique du tissu adipeux de la chèvre au cours de la gestation et en début de lactation. *C.R. Acad. Sci., Paris, Ser-D.,* **287**, 1131-1134.

CHILLIARD Y., MORAND-FEHR D., DURAND G., SAUVANT D., 1979. Evolution de l'activité métabolique du tissu adipeux de la chèvre au cours des 2 premiers mois de lactation. Relation avec la sécrétion lactée. *Bull. Acad. vet. Fr.,* **52**, 417-422.

CHILLIARD Y., ROBELIN J., 1983. Protein mobilization in early lactating cows measured by slaughter and D_2O dilution techniques. 4ème Symp. int. Métab. Nutr. azotés (Clermont-Ferrand), 195-198.

CHILLIARD Y., SAUVANT D., MORAND-FEHR P., 1983. Synthèse des matières grasses du lait chez le ruminant. Incidence de la conduite alimentaire et de l'utilisation des réserves corporelles. In ''Physiologie de la sécrétion et de l'éjection du lait'', ENSA de Rennes, 23-24 février 1981 (45 p.). *Actual. sci. agron. INRA.* Soumis pour publication.

COLLEAU J.J., 1978. Comparaison de types génétiques bovins laitiers mixtes ou spécialisés. In *''La Vache Laitière''*, p.17-30, (INRA, Publications 78000 Versailles).

COLLINS R.A., REID I.M., 1980. A correlated biochemical and stereological study of periparturient fatty liver in the dairy cow. *Res. Vet. Sci.,* **28**, 373-376.

COULON J.B., 1981. *Capacité d'ingestion des vaches laitières au début de la lactation : évolution et liaison avec certains paramètres comportementaux digestifs, métaboliques et sanitaires.* Thèse ENSA Montpellier - Laboratoire de la Production laitière - INRA-Theix.

DALE H., VIK-MO L., FJELLHEIM P., 1979. A field survey of fat mobilization and liver function of dairy cow during early lactation. Relationship to energy-balance, appetite and ketosis. *Nord. Vet. Med.,* **31**, 95-107.

DANELL B., 1982. Studies on lactation yield and individual test-day yields of swedish dairy cows. III. Persistency of milk yield and its correlation with lactation yield. *Acta Agric. scand.,* **32**, 93-101.

DECAEN C., JOURNET M., 1967. Evolution, au début de la lactation, de la sécrétion des principaux acides gras du lait et de la concentration en acides gras libres du sang chez la vache. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.,* **7**, 131-143.

DEGEN A.A., YOUNG B.A., 1980. Liveweight, total body-water and maternal body-solid changes in pregnant and lactating beef cows. *J. agric. Sci., Camb.,* **95**, 1-5.

DOREAU M., 1983. Influence de la prise alimentaire sur les variations de différents constituants plasmatiques chez la vache en fin de gestation et en début de lactation. *Ann. Rech. vét.,* **14**, sous presse.

DOYLE C.J., 1983. Evaluating feeding strategies for dairy cows : a modelling approach. *Anim. Prod.,* **36**, 47-57.

EMERY R.S., 1980. Mobilization, turnover and diposition of adipose tissue lipids. In Y. Ruckebusch et P. Thivend, *''Digestive physiology and metabolism in Ruminants''*, p. 541-558 (M T P Press Ltd).

ERB R.E., CHEW B.P., MALVEN P.V., D'AMICO M.F., ZAMET C.N., COLENBRANDER V.F., 1980. Variables associated with peripartum traits in dairy cows. VII. Hormones, calf traits and subsequent milk yield. *J. anim. Sci.,* **51**, 143-152.

FARRIES E., 1981. Fütterung vor und nach dem Abkalben. *Züchtungskde,* **53**, 460-471.

FLATT W.P., MOORE L.A., HOOVEN N.W., PLOWMAN R.D., 1965. Energy metabolism studies with a high producing lactating dairy cow. *J. Dairy Sci.,* **48**, 797-798.

FLATT W.P., MOE P.W., MOORE L.A., HOOVEN N.W., LEHMANN R.P., ORSKOV E.R., HEMKEN R.W., 1969. Energy utilization by high producing dairy cows. In Blaxter K.L., Kielanowski J., Thorbek G., *''Energy metabolism of farm animals''* p. 221-251 (Oriel Press, Newcastle).

FLINT D.J., 1982. Regulation of insulin receptors by prolactin in lactating rat mammary gland. *J. Endocr.,* **93**, 279-285.

FLINT D.J., CLEGG R.A., VERNON R.G., 1981. Prolactin and the regulation of adipose tissue metabolism during lactation in rats. *Mol. Cell. Endocrinol.,* **22**, 265-275.

FROOD M.J., CROWTON D., 1978. The use condition-scoring in dairy cows and its relationship with milk yield and live weight. *Anim. Prod.,* **27**, 285-291.

GARNSWORTHY P.C., TOPPS J.H., 1982. The effect of body composition of dairy cows at calving on their food intake and performance when given complete diets. *Anim. Prod.,* **35**, 113-119.

GIGER S., SAUVANT D., 1982. Utilisation des acides gras non estérifiés plasmatiques pour la prévision des bilans et besoins énergétiques de la chèvre en lactation. *Ann. Zootech.,* **31**, 149-160.

GRAINGER C., WILHELMS G.D., Mc GOWAN A.A., 1982. Effect of body condition at calving and level of feeding in early lactation on milk production of dairy cows. *Aust. J. exp. Agric. anim. Husb.* **22**, 9-17.

HAALSTRA R.T., MALESTEIN A., 1979. L'alimentation des vaches laitières en fin de gestation pendant la période de stabulation. Relation avec l'état de santé et la production laitière. *Le Point vet.*, **8**, 38, 65-74.

HARESIGN W., 1979. Body condition, milk yield and reproduction in cattle. In Haresign W., Lewis D., *"Recent advances in Nutrition"*, p. 107-122 (Butterworths, London).

HART J.C., BINES J.A., MORANT S.V., RIDLEY J.L., 1978. Endocrine control of energy metabolism in the cow : comparison of the levels of hormones (prolactin, growth hormone, insulin and thyroxine) and metabolites in the plasma of high-and low-yielding cattle at various stages of lactation. *J. Endocr.*, **77**, 333-345.

HAYDEN J.J., THOMAS C.R., FORSYTH I.A., 1979. Effect of number of young born (litter size) on milk yield of goats : role of lacental lactogen. *J. Dairy Sci.*, **62**, 53-57.

HODEN A., JOURNET M., 1978. Résultats non publiés cités par VERITE et JOURNET, 1978.

HODEN A., JOURNET M., KAUFLING J., 1977. Facteurs de variation de quelques paramètres de la lactation chez la vache laitière. 39 p. Document Interne. Laboratoire de la Production laitière. INRA-Theix.

HOFFMANN L., SCHIEMANN R., JENTSCH W., HENSELER G., 1974. Die Verwertung der Futterenergie für die Milchproduktion. 10. Mitteilung. Energienormen für Milchkühe. *Arch. Tierernähr.*, **24**, 245-261.

HOVE K., 1978. Maintenance of lactose secretion during accute insulin deficiency in lactating goats. *Acta Physiol. Scand.*, **103**, 173-179.

JARRIGE R., 1974. Bases physiologiques de l'alimentation des vaches allaitantes. In INRA-ITEB *"L'exploitation des troupeaux de vaches allaitantes"*. VIèmes Journées d'information du "Grenier de Theix", suppl. Bull. tech. CRZV Theix, 323-345.

JARRIGE R., JOURNET M., 1959. Influence des facteurs alimentaires et climatiques sur la teneur en matières grasses du lait. *Ann. Nutr. Aliment.*, **13**, A 233 - A 278.

JARRIGE R., PETIT M., TISSIER M., 1978. Reproduction, gestation, lactation. In *"Alimentation des Ruminants"*, p. 229-243 (INRA Publications, 78000 Versailles).

JENNY B.F., POLAN C.E., 1975. Postprandial blood glucose and insulin in cows fed high grain. *J. Dairy Sci.*, **58**, 512-514.

JOHNSON M.D., DE DIOS O., LIPPINCOTT A.C., 1976. Environmental stress, TRH and lactation effects on plasma growth hormone in cattle (cités par HART *et al.*, 1978).

JOURNET M., 1973. Niveau et répartition des apports d'aliments concentrés au cours de la lactation. in *"Utilisation des céréales (grains) dans l'alimentation des ruminants"* p. 157-169 (SEI Versailles).

JOURNET M., 1978. Rationnement énergétique et azoté des vaches laitières au cours de la lactation et en fonction du niveau de production. Publication n°24. 1978. Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux (Belgique).

JOURNET M., REMOND B., 1978. Rationnement énergétique selon le stade de lactation et le niveau de production in *"La Vache Laitière"*, p. 121-142 (INRA Publ. 78000 Versailles).

JOURNET M., REMOND B., 1981. Response of dairy cows to protein level in early lactation. *Livest. Prod. Sci.*, **8**, 21-35.

JOURNET M., VERITE R., REMOND B., 1976. Partition of energy intake between milk and body gain in dairy cows. in M. Vermorel *"Energy Metabolism of Farm animals"*, p. 323-326 (EAAP Publ. n°19).

KENNA T.M., AIELLO R.J., HERBEIN J.H., 1981. Influences of stage of lactation and ration on *in vitro* gluconeogenesis from propionate in ruminant liver (Abstr.). *J. Dairy Sci.*, **64** (suppl. 1), 160.

KITCHENHAM B.A., ROWLANDS G.J., SORBAGHI H., 1975. Relationships of concentration of certain blood constituants with milk yield and age of cows in dairy herds. *Res. Vet. Sci.*, **18**, 249-252.

KOPROWSKI J.A., TUCKER H.A., 1973. Bovine serum growth hormone, corticoids and insulin during lactation. *Endocrinology*, **93**, 645-651.

KRONFELD D.S., 1976. The potential importance of the proportions of glucogenic, lipogenic and aminogenic nutrients in regard to the health and productivity of dairy cows. *Adv. anim. Physiol. anim. Nutr.*, **7**, 5-26.

KRONFELD D.S., 1982. Major metabolic determinants of milk volume mammary efficiency, and spontaneous ketosis in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **65**, 2204-2212.

KRONFELD D.S., DONOGHUE S., NAYLOR J.M., JOHSON K., BRADELY A., 1980. Metabolic effects of feeding protected tallow to dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **63**, 545-552

KRONFELD D.S., RAGGI F., RAMBERG C.F., 1968. Mammary blood flow and ketone body metabolisme in normal, fasted and ketotic cows. *Am. J. Physiol.*, **215**, 218-227.

KUNZ P., BLUM J.W., 1981. Effect of pre-and postparturient energy intake on blood plasma levels of hormones and metabolites in cows. Int. J. Vitam. Nutr. Res., **51**, 195-196.

LAARVELD B., CHRISTENSEN D.A., BROCKMAN R.P., 1981. The effect of insulin on net metabolism of glucose and amino acids by the bovine mammary gland. *Endocrinology*, **108**, 2217-2221.

LARSEN L.H., ESKEDAL H.W., 1952. Feeding of high yielding dairy cows. *Beret. Forsogslab.*, Copenhagen 260 (cités par WIKTORSSON, 1979).

LUTHMAN H., JONSON G., 1972. The relationship between serum calcium and plasma non-esterified fatty acids in normal and hypocalcemic cows and sheep. *Acta Vet. Scand.*, **13**, 42-55.

MACHLIN C.J., 1973. Effect of growth hormone on milk production and feed utilization in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **56**, 575-580.

METZ S.H.M., VAN DEN BERGH S.G., 1977. Regulation of fat mobilization in adipose tissue of dairy cows in the period around parturition. *Neth. J. agric. Sci.*, **25**, 198-211.

MILLER T.B., CHIGARU P., DOWNIE J.G., GALBRAITH H., Mc DONALD D.C., TOPPS J.H., 1978. Observations under field conditions. The suckler cow. in Br. Soc. Anim. Prod. "The use of blood metabolites in animal production". Occasional Publ. n°1, 71-86.

MOE P.W., 1965. *Effects of level of intake on the utilization of diets by dairy cows.* Ph. D. Thesis, Cornell Univ., Ithaca, N.Y.

MOE P.W., 1981. Energy metabolism of dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, **64**, 1120-1139.

OLDHAM J.D., PARKER D.S., 1981. Metabolism in the high-yielding dairy cow. *Process Biochem.*, **16**, 30-46.

OLDHAM J.D., SUTTON J.D., 1979. Milk composition and the high yielding cow. in W.H. Broster et H. Swan *"Feeding strategy for the high yielding cow"*, p. 114-147 (Granada Publ. Ltd).

ORSKOV E.R., 1977. Capacity for digestion and effects of composition of absorbed nutrients on animal metabolism. *J. anim. Sci.*, **46**, 600-608.

ORSKOV E.R., GRUBB D.A., KAY R.N.B., 1977. Effect of postruminal glucose or protein supplementation on milk yield and composition in Friesian cows in early lactation and negative energy balance. *Br. J. Nutr.*, **38**, 397-405.

PAQUAY R., DE BAERE R., LOUSSE A., 1972. The capacity of the mature cow to lose and recover nitrogen and the significance of protein reserves. *Br. J. Nutr.,* **27**, 27-37.

PEEL C.J., FRONK T.J., BAUMAN D.E., GOREWIT R.C., 1983. Effect of exogenous growth hormone in early and late lactation on lactational performance of dairy cows. *J. Dairy Sci.,* **66**, 776-782.

PERKINS B.L., SMITH R.D., SNIFFEN C.J., 1983. Effects of body condition on liver fat content and performance in dairy cows (Abstr.). *J. Dairy Sci.,* **66** (supplt. 1), 220.

PITON J., 1975. *Intérêt et importance de la mobilisation des réserves corporelles de la vache laitière en début de lactation.* Thèse Université de Montpellier (Laboratoire de la Production laitière - Theix et Laboratoire de Génétique quantitative et appliquée - Jouy-en-Josas - INRA).

RADLOFF H.D., SCHULTZ L.H., HOEKSTRA W.G., 1966. Relationship of plasma free fatty acids to other blood components in ruminants under various physiological conditions. *J. Dairy Sci.,* **49**, 179-182.

REID I.M., 1980. The incidence and severity of fatty liver in dairy cows. *Vet. Rec.,* **107**, 281-284.

REID I.M., ROBERTS C.J., COLLINS R.A., DEW S.M., 1979. Fatty liver infertility in dairy cows in early lactation (Abstr.). *Proc. Nutr. Soc.,* **38**, 67 A.

REID J.T., ROBB J., 1971. Relationship of body composition to energy intake and energetic efficiency. *J. Dairy Sci.,* **51**, 553-564.

REMOND B., TOULLEC R., JOURNET M., 1973. Evolution chez la vache laitière des teneurs de différents constituants du sang à la fin de la gestation et au début de la lactation. Relations avec la sécrétion des matières grasses du lait. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.,* **13**, 363-380.

ROBERTS C.J., REID I.M., ROWLANDS G.J., PATTERSON A., 1981. A fat mobilization syndrome in dairy cows in early lactation. *Vet. Rec.,* **108**, 7-9.

ROOK J.A.F., 1979. The role of carbohydrate metabolism in the regulation of milk production. *Proc. Nutr. Soc.,* **38**, 309-314.

SAUVANT D., 1981. Alimentation énergétique des caprins. in ITOVIC-INRA, *''Nutrition et systèmes d'alimentation de la chèvre''*. p. 55-79.

SAUVANT D., CHILLIARD Y., 1980. Métabolisme énergétique du ruminant laitier. in Société Française de Buiatrie, *''Le syndrome de la vache grasse''*, p. 41-100.

SAUVANT D., CHILLIARD Y., BAS P., MORAND-FEHR P., 1979 a. Goat adipose tissue mobilisation and milk production level. *Ann. Rech. vét.,* **10**, 404-407.

SAUVANT D., CHILLIARD Y., BAS P., MORAND-FEHR P., 1981. Interactions alimentation × individus en production laitière caprine. in INRA-ITOVIC, *6èmes Journées de la recherche ovine et caprine,* p. 311-331.

SAUVANT D., CHILLIARD Y., HERVIEU J., MORAND-FEHR P., DELAGE J., 1979 b. Influence de l'âge sur la mobilisation des réserves adipeuses de la chèvre en première semaine de lactation. *Ann. Nutr. Aliment.,* **33**, 556-557.

SAUVANT D., CHILLIARD Y., MORAND-FEHR P., 1983. Nutrition and metabolic disorder in dairy goats. *Int. Sheep and Goat Res.* (in press).

SAUVANT D., RULQUIN H., 1980. L'analyse statistique des profils biochimiques. in C.A.A.A. *''L'utilisation des profils métaboliques en alimentation animale''*, p. 71-95 (I.N.A. Paris).

SCHIEMANN R., HENSELER G., JENTSCH W., WITTENBURG H., 1974. Die Verwertung der Futterenergie für die Milchproduktion. 8. Mitteilung : Energieumsatz-messungen an Hochleistungskühen im Frühstadium der Laktation. *Arch. Tierernähr.,* **24**, 105-137.

SCHULTZ L.H., 1974. Ketosis. in B.L. Larson et V.R. Smith, *''Lactation, a comprehensive treatise''*, vol. II, p. 317-353 (Acad. Press, New York).

SMITH N.E., BALDWIN R.L., 1974. Effects of breed, pregnancy and lactation on weight of organs and tissues in dairy cattle. *J. Dairy Sci.,* **57**, 1055-1060.

SMITH R.W., WALSH A., 1975. The composition of the liver lipids of the ewe during pregnancy and lactation. *Res. vet. Sci.,* **19**, 230-232.

SWAN H., 1976. The physiological interrelationship of reproduction, lactation and nutrition in the cow. in H. Swan and W.H. Broster *''Principles of cattle production''*, p. 85-102 (Butterworths, London).

TERQUI M., DELOUIS C., THIMONNIER J., ORTAVANT R., 1975. Relations entre les oestrogènes au cours de la gestation, le poids à la naissance et la croissance ultérieure des veaux de race Charolaise. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), **280**, 2789-2792.

TRENKLE A., 1981. Endocrine regulation of energy metabolism in ruminants. *Fed. Proc.,* **40**, 2536-2541.

TRIGG T.E., MILLER T.B., TOPPS J.H., 1974. Chemical composition of body weight changes in lactating beef cows. *Proc. Nutr. Soc.,* **33**, 75 A - 76 A (Abstr.).

TRIGG T.E., TOPPS J.H., 1981. Composition of body weight change during lactation in Hereford × British Friesian cow. *J. agric. Sci., Camb.,* **97**, 147-157.

TYRRELL H.F., 1980. Limits to milk production efficiency by the dairy cow. *J. anim. Sci.,* **51**, 1441-1447.

VAN ES A.J.H., 1975. Feed evaluation for dairy cows. *Livest. Prod. Sci.,* **2**, 95-107.

VAN ES A.J.H., BOEKHOLT H.A., 1976. Protein requirements in relation to the lactation cycle. in D.J.A, Cole *et al. ''Protein metabolism and nutrition'',* p. 441-455. (Butterworths, London).

VAN ES A.J.H., VAN DER HONING Y., 1979. Energy utilization. in W.H. Broster et H. Swan *''Feeding strategy for the high yielding dairy cow''*, p. 68-89 (Granada Publ. Ltd).

VAN JONACK W.J., JOHNSON H.D., 1975. Effect of moderate heat and milk yield on plasma thyroxine in cattle. *J. Dairy Sci.,* **58**, 507-511.

VERITE R., DULPHY J.P., JOURNET M., 1983. La complémentation azotée des rations d'ensilage pour les vaches laitières. *Bull. tech. CRZV Theix, INRA* (sous presse).

VERITE R., JOURNET M., 1977. Utilisation des tourteaux traités au formol par les vaches laitières. II. Effets sur la production laitière du traitement des tourteaux et du niveau d'apport azoté au début de la lactation. *Ann. Zootech.,* **26**, 183-207.

VERITE R., JOURNET M., 1978. Vaches laitières. in *''Alimentation des Ruminants''*, p. 345-376 (INRA Publ., 78000 Versailles).

VERMOREL M., 1978. Energétique. in *''Alimentation des Ruminants''* p. 47-87 (INRA Publ., 78000 Versailles).

VERMOREL M., REMOND B., VERNET J., HART I.C., LIAMADIS D., 1982. Utilization of body reserves by high-producing cows in early lactation ; effects of crude protein and amino acid supply. in A. Ekern et F. Sundstol *''Energy Metabolism of Farm Animals''*, p. 18-21 (EAAP Publ. n°29).

VERNON R.G., 1980. Lipid metabolism in the adipose tissue of ruminant animals. *Prog. Lipid Res.,* **19**, 23-106.

VERNON R.G., 1982. Effect of growth hormone on fatty acid synthesis in sheep adipose tissue. *Int. J. Biochem.*, **14**, 255-258.

WALSH D.S., VESELY J.A., MAHADEVAN S., 1980. Relationship between milk production and circulating hormones in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **63**, 290-294.

WIKTORSSON H., 1979. General plane of nutrition for dairy cows. in W.H. Broster et H. Swan *''Feeding strategy for the high yielding dairy cow''*, p. 148-170 (Granada Publ. Ltd).

WILDMAN E.E., JONES G.M., WAGNER P.E., BAUMAN R.L., 1982. A dairy cow body condition system and its relationship to selected production characteristics. *J. Dairy Sci.*, **65**, 495-501.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 65-72

Particularités de la nutrition azotée

R. VERITE

INRA, Station de Recherches sur la Vache laitière
St Gilles - 35590 L'Hermitage

Résumé

L'importance relative des différents processus du métabolisme azoté chez la vache laitière et donc des problèmes pratiques de rationnement, varie avec le niveau de production.

Le principal problème est la fourniture d'azote fermentescible pour les animaux faibles et moyens producteurs alors que pour les vaches à haut potentiel (VHP), la fourniture en acides aminés non dégradés semble avoir une importance pratique plus grande comme l'illustrent différents essais.

Par ailleurs, l'augmentation de production de lait apportée par l'amélioration de l'alimentation azotée des VHP en début de lactation est parallèle ou en opposition aux variations d'état corporel des vaches selon que le fourrage est distribué à volonté ou non. Pour ces animaux le déficit d'apport azoté tolérable serait voisin de 10 kg de PDI.

Summary

Peculiarities of protein nutrition

The level of milk production in dairy cows affects the relative importance of the various pathways in N metabolism and hence the practical problems of N feeding.

The main problem with moderate producing animals is the supply of degradable N to enhance ruminal microbial activity, diet digestibility and feed intake whereas with high producing cows the undegraded protein supply would be the main practical problem.

When improving N feeding of high producing cows in early lactation, milk yield increases at the expense of body reserves with restricted feeding whereas they are both improved with ad lib feeding. The deficit of N supply in early lactation should not exceed a total of 10 kg PDI.

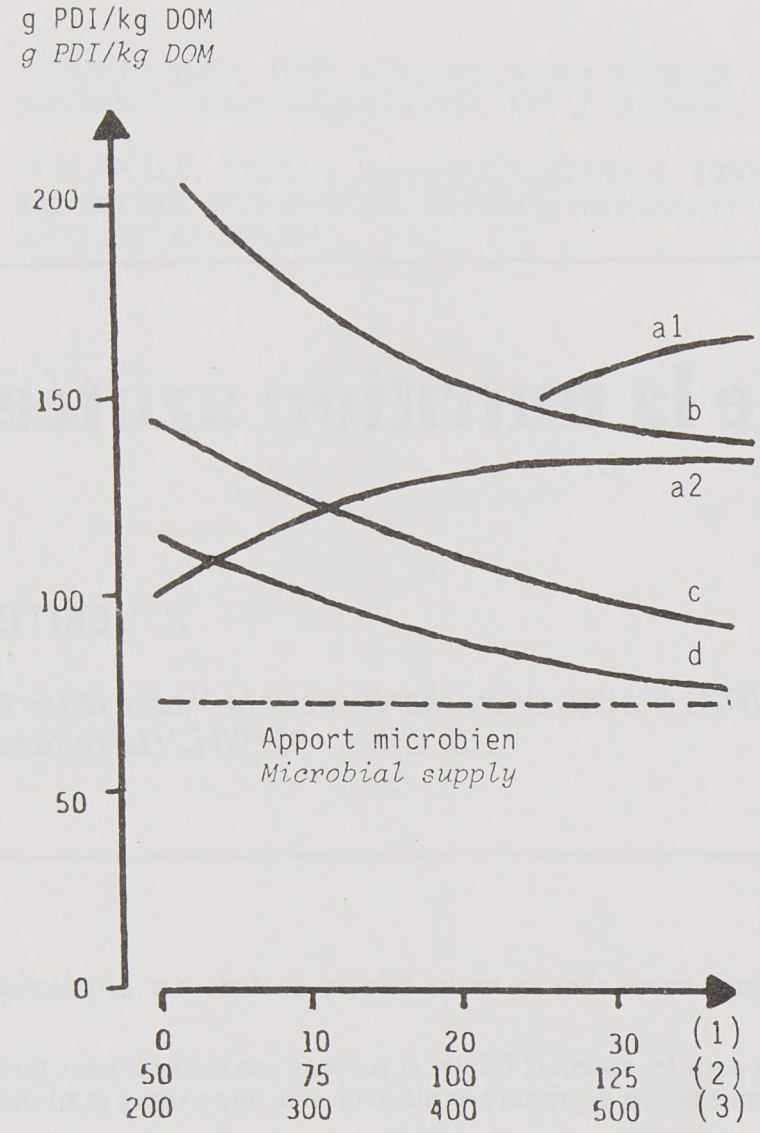
Chez les ruminants, la nutrition azotée de la femelle laitière à haut niveau de production est un problème plus important que pour les autres types de production. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer les apports azotés qu'il est souhaitable de respecter au niveau de la ration globale (fig. 1). Cette importance est d'autant plus grande que la vache produit plus de lait ou qu'elle est en état de sous-alimentation énergétique comme c'est la règle chez la vache à haut porentiel pendant le début de la lactation.

Il convient de noter dès à présent que les particularités de la nutrition azotée des vaches à haut potentiel ne correspondent pas à des modifications dans la nature des processus physiologiques mais plutôt à des changements dans l'importance relative de ces différents processus. Ces particularités se manifestent en pratique par des changements dans la priorité des différents problèmes.

En étudiant les effets de l'alimentation azotée on doit toujours considérer les deux mécanismes d'action :

- l'impact direct des apports azotés comme matériaux de base de la synthèse protéique : principalement azote fermentescible au niveau du rumen ou acides aminés au niveau de l'organisme,

- l'effet indirect sur les autres processus, principalement sur le métabolisme énergétique (ingestion, digestibilité, utilisation métabolique, etc...).

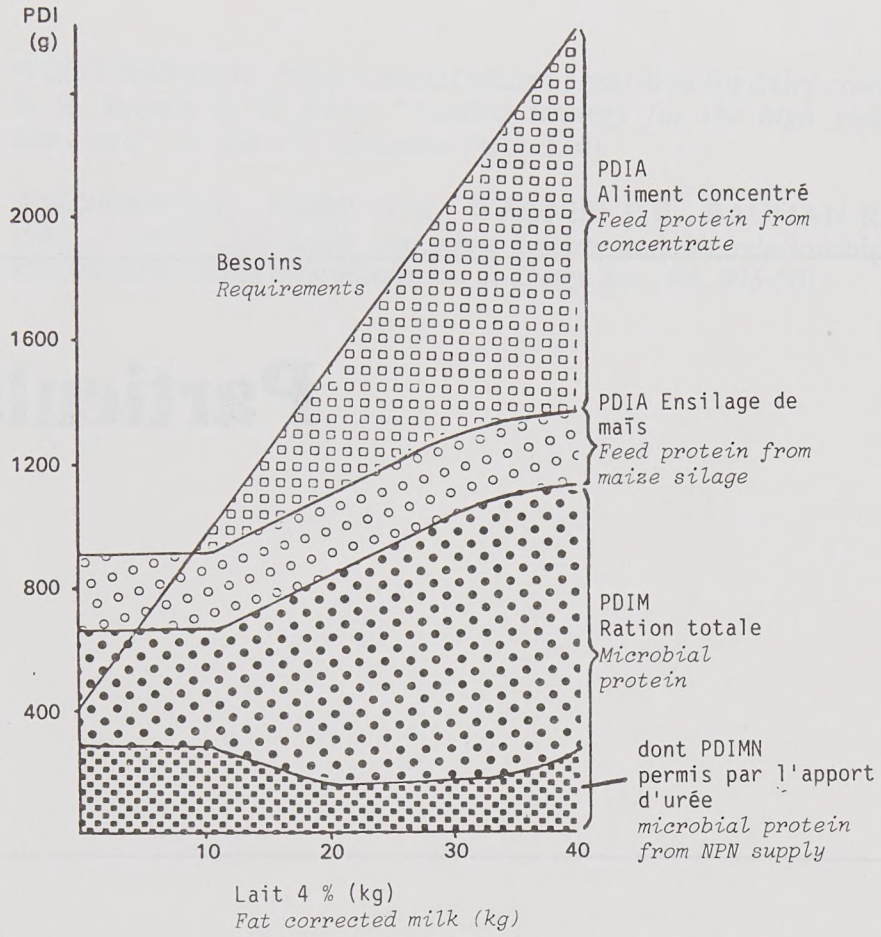


a1 - Vaches en début de lactation
Cows in early lactation
a2 - Vaches
Cows after peak yield
b - Génisses d'élevage
Dairy heifers
c - Taurillons de précocité moyenne
Young bulls
d - Génisses
Beef heifers

(1) Lait (kg) - *Milkyield*
(2) (3) Poids vif (kg) - *Bodyweight*

FIG. 1 : Rapport entre les besoins azotés et énergétiques pour différentes productions

Ratio between protein and energy requirements for various bovine productions



Vaches de 600 kg de poids vif, ingérant 13 kg de matière sèche d'ensilage de maïs additionné d'urée. On a supposé que les vaches produisant 30 kg de lait ou plus étaient sous-alimentées en énergie.
Example for dairy cows weighing 600 kg and ingesting 13 kg DM from urea maize silage and assuming some energy underfeeding for yield above 30 kg FCM.

FIG. 2 : Importance respective des protéines microbiennes et alimentaires dans la satisfaction du besoin azoté des vaches laitières

Relative contributions from microbial and feed proteins to fulfilment of dairy cows requirements

C'est dans cet esprit que seront présentées successivement les caractéristiques de la nutrition azotée des vaches à haut potentiel en considérant d'abord quelques aspects digestifs puis ensuite les aspects métaboliques.

Synthèse microbienne

La synthèse microbienne, lorsqu'elle est à son niveau optimum, permet de couvrir les besoins en acides aminés pour l'entretien et la production de 5 à 15 l de lait (fig. 2).

Avec des vaches à niveau de production moyen, une teneur en matière azotée assez faible dans la ration pourrait être suffisante. C'est d'ailleurs ce qui se produit assez souvent puisque dans ce cas, les fourrages constituent le plus souvent la majeure partie de la ration sans pour autant être nécessairement de bonne qualité. Dans cette situation, c'est l'activité microbienne qui risque d'être limitée en premier par suite d'une fourniture en azote fermentescible insuffisante. Un apport complémentaire d'azote fermentescible permet alors de rétablir une activité microbienne normale et par voie de conséquence une production normale et améliore l'efficacité d'utilisation de l'énergie de la ration (fig. 3).

Le mécanisme de cette action est double. Il y a d'abord une amélioration de la digestibilité de la ration (fig. 3). Cet effet existe jusqu'à un certain seuil de teneur en matière azotée qui est non seulement fonction de la nature des protéines de la ration, c'est-à-dire de l'écart PDIE-PDIN, mais aussi du niveau de production de l'animal. En effet, à ration identique, un animal à faible besoin a des possibilités de recyclage plus élevées et tolère donc un déficit d'azote fermentescible un peu plus élevé. C'est ce qu'illustre la figure 5 où l'on s'aperçoit que la digestibilité est peu accrue chez des génisses en faible croissance à partir de 10 - 11 p.100 de MA, alors que l'accroissement est encore notable à 13 - 14 p.100 avec des vaches en lactation (20 kg de lait).

La deuxième voie d'action concerne l'effet sur les quantités ingérées. En effet, l'amélioration de l'activité microbienne se traduit par une ingestibilité plus élevée de la ration par suite de l'accroissement de la digestibilité et de la vitesse de digestion. Les seuils critiques sont également fonction du type de ration

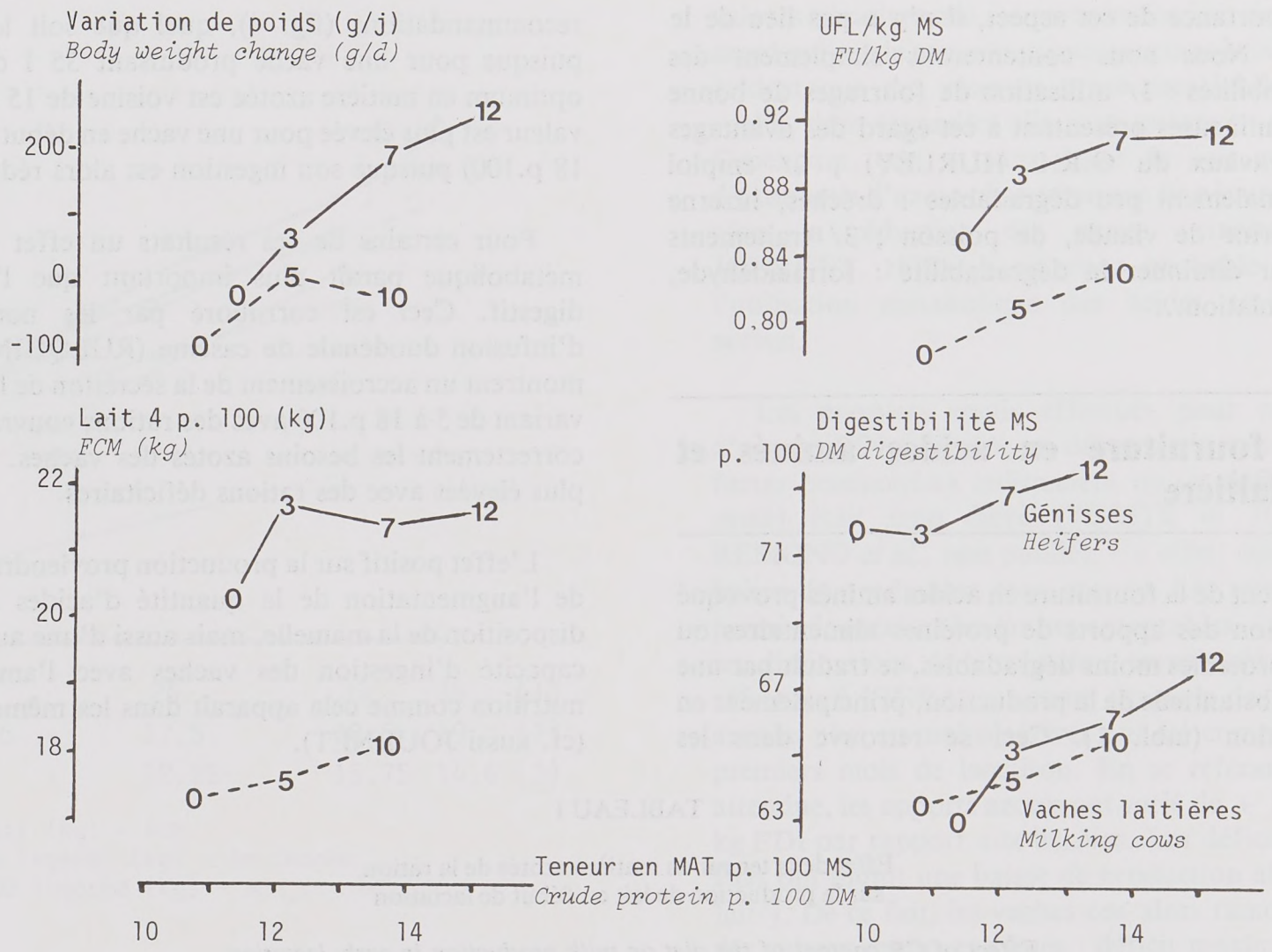


FIG. 3 : Effets de l'apport d'azote sur les performances des animaux et la valorisation de la ration

Effects of the level of protein supply on animal performances and valorisation of the diet

– – – Essai I - *Trial I* ——— Essai II - *Trial II*

Les chiffres indiquent la quantité d'urée distribuée (g/kg MS totale)

The values given in the figures correspond to the amount of urea (g/kg DM)

(PDIE - PDIN) et du niveau de production probablement par l'intermédiaire d'une composante métabolique (cf. ci-après).

Chez les vaches fortes productrices, ce problème d'apport d'azote fermentescible est cependant souvent moins important car en pratique les rations ont nécessairement une teneur en matière azotée plus élevée. Le problème ne se posera qu'avec des rations à matières azotées très peu fermentescibles comme par exemple des rations à base d'ensilage de maïs complémentées par des protéines peu dégradables. Avec les vaches fortes productrices l'activité microbienne sera donc en pratique moins dépendante de l'apport azoté (souvent suffisant) que des conditions de milieu existant dans le rumen (pH, durée de séjour dans le rumen, etc...) sur lesquelles peuvent agir le niveau d'alimentation, le rapport fourrage/concentré, la forme de présentation des aliments, la nature des glucides de la ration, etc... (cf. DOREAU). L'apport azoté pourrait cependant jouer un rôle sur le pH par l'action de neutralisation de l'ammoniac (TYRRELL, 1980).

Qualité des sources azotées

En revanche, la dégradabilité de la source azotée complémentaire est primordiale pour la vache à haut niveau de production puisque pour une vache produisant 35 - 40 l de lait, la moitié environ des acides aminés nécessaires devra lui être fournie par le concentré sous forme de protéines non dégradables (fig. 2). Cette importance est illustrée par les résultats favorables obtenus avec des protéines traitées au formaldéhyde (cf. réunion CAAA de 1979) ou par l'importance actuelle des travaux de recherches américains sur l'effet des traitements par la chaleur. Une autre illustration est donnée par le nombre important de pays étrangers dans lesquels sont proposés de nouveaux systèmes d'appréciation de la valeur azotée des aliments ayant comme base la notion de dégradabilité (Grande-Bretagne, Danemark, Suisse, Allemagne, Etats-Unis...).

Malgré l'importance de cet aspect, il n'y a pas lieu de le développer ici. Nous nous contenterons simplement des différentes possibilités : 1/ utilisation de fourrages de bonne qualité, les légumineuses présentant à cet égard des avantages certains (cf. travaux du G.R.I. HURLEY) ; 2/ emploi d'aliments normalement peu dégradables : drèches, luzerne déshydratée, farine de viande, de poisson ; 3/ traitements spécifiques pour diminuer la dégradabilité : formaldéhyde, chaleur, encapsulation...

Niveau de fourniture en acides aminés et production laitière

L'accroissement de la fourniture en acides aminés provoqué par l'augmentation des apports de protéines alimentaires ou par l'emploi de protéines moins dégradables, se traduit par une augmentation substantielle de la production, principalement en début de lactation (tabl. 1). Ceci se retrouve dans les recommandations (fig. 4), quel que soit le système utilisé, puisque pour une vache produisant 35 l de lait, la teneur optimum en matière azotée est voisine de 15 à 17 p.100. Cette valeur est plus élevée pour une vache en début de lactation (16 à 18 p.100) puisque son ingestion est alors réduite.

Pour certains de ces résultats un effet direct au niveau métabolique paraît plus important que l'effet au niveau digestif. Ceci est corroboré par les nombreux résultats d'infusion duodénale de caséine (RULQUIN, 1982). Ceux-ci montrent un accroissement de la sécrétion de lait et de protéines variant de 5 à 18 p.100 avec des rations couvrant pourtant déjà correctement les besoins azotés des vaches. Ces valeurs sont plus élevées avec des rations déficitaires.

L'effet positif sur la production proviendrait non seulement de l'augmentation de la quantité d'acides aminés mis à la disposition de la mamelle, mais aussi d'une augmentation de la capacité d'ingestion des vaches avec l'amélioration de la nutrition comme cela apparaît dans les mêmes essais (tabl. 1) (cf. aussi JOURNET).

TABLEAU 1

Effet de la teneur en matière azotée de la ration sur la production de lait en début de lactation

Effect of CP content of the diet on milk production in early lactation

	Stade de lactation (semaines) *Weeks of lactation*	Teneur en MA (% MS) *CP % DM in diet*	Ingestion (kg MS) *Intake (kg DM)*	Lait (kg) *Milk (kg)*
SPARROW et al. (1973).....	3 à 14	13,5	-	25,4
		15,5	-	27,0
		17,5	-	28,8
VERITE-JOURNET (1977).....	1 à 6	13,7	16,2*	25,1
		16,8	15,9*	27,9
		17,1	16,2*	29,9
ROFFLER et al. (1978)				
- 1re lactation.....	2 à 12	12,4	13,8	21,6
		15,3	14,3	21,9
- 2e - 3e lactation.....	2 à 12	12,1	17,4	26,6
		16,6	19,0	32,7
JOURNET et al. (1983).....	1 à 8	13,5	15,6*	24,7
		16,5	16,0*	27,1
GRIEVE et al. (1974).....	1 à 20	14,0	18,0	23,4
		16,0	19,0	26,0
		18,0	19,8	28,9
VAN HORN et al. (1976).....	3 à 8	13,5	21,4	25,1
		16,3	19,7	25,6
		19,1	20,4	25,9
JOURNET et al. (1983).....	1 à 8	13,3	16,4	25,6
		15,4	18,4	27,8
VERITE et al. (non publié)...	1 à 6	12,0	15,7	25,1
		15,0	18,1	30,8
		16,7	18,4	31,7

* apports de fourrage limités
restricted feeding

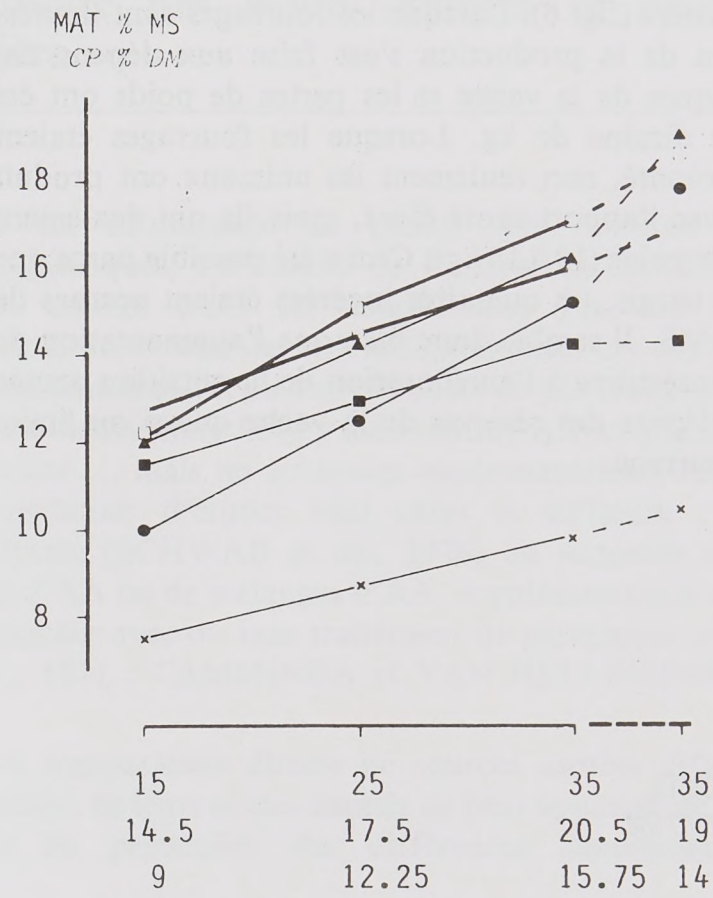


FIG. 4 : Teneurs en matières azotées optimum selon différents systèmes d'appréciation de la valeur azotée des aliments
(exemple d'une ration où 2/3 des matières azotées sont dégradables)

Optimal CP contents of the diets according various protein evaluation systems
(example assuming protein degradation of 2/3)

Nutrition azotée en début de lactation et réserves protéiques

En début de lactation, la nutrition azotée des vaches fortes productrices pose une double question :

- quelle est l'importance des réserves protéiques mobilisables et surtout, quelle sous-alimentation azotée une vache peut-elle tolérer sans altérer sensiblement sa production ?

- à l'opposé, connaissant les inter-relations entre nutrition azotée et nutrition énergétique, quels sont les risques d'aggravation du déficit énergétique que peut induire une amélioration de la nutrition azotée ?

Des essais de mobilisation forcée (PAQUAY *et al.*, 1972) ont montré que la vache pouvait mobiliser des quantités de protéines supérieures à 15 kg. De même, dans des conditions plus physiologiques chez des vaches fortes productrices en début de lactation (REMOND et JOURNET, 1978), des valeurs négatives ont été enregistrées lors de la mesure du bilan azoté qui, on le sait, surestime pourtant le bilan réel. Il est donc évident que des réserves protéiques labiles existent chez la vache, dans lesquelles elle peut puiser en début de lactation. Cependant, ceci va sans doute de pair avec un phénomène d'économie d'azote observé en cas de pénurie, comme l'indique alors la réduction des pertes urinaires (REMOND et JOURNET, 1978). Il est donc probable que l'efficacité de l'utilisation métabolique des acides aminés absorbés soit accrue.

Les premiers essais effectués pour connaître le déficit d'apport PDI tolérable en début de lactation chez des vaches fortes productrices indiquaient qu'un déficit de 20 kg (en 2 mois) était trop élevé (VERITE et JOURNET, 1977 ; REMOND *et al.*, non publié). En effet, cela provoquerait une baisse de production trop grande. Les essais plus récents ont permis de préciser les limites acceptables. La figure 5 rapporte les diminutions de production enregistrées au cours d'essais effectués à l'INRA, au cours desquels des sous-alimentations azotées plus ou moins sévères ont été comparées pendant les 2 premiers mois de lactaiton. En se référant à la production attendue, les apports azotés ont varié de + 10 kg de PDI à - 30 kg PDI par rapport aux besoins. Les déficits de 20 à 30 kg de PDI ont induit une baisse de production allant de 2 à 6 kg de lait/j. De ce fait, les vaches ont alors ramené leur bilan réel à des valeurs moins extrêmes : déficit maximum de 17 kg PDI.

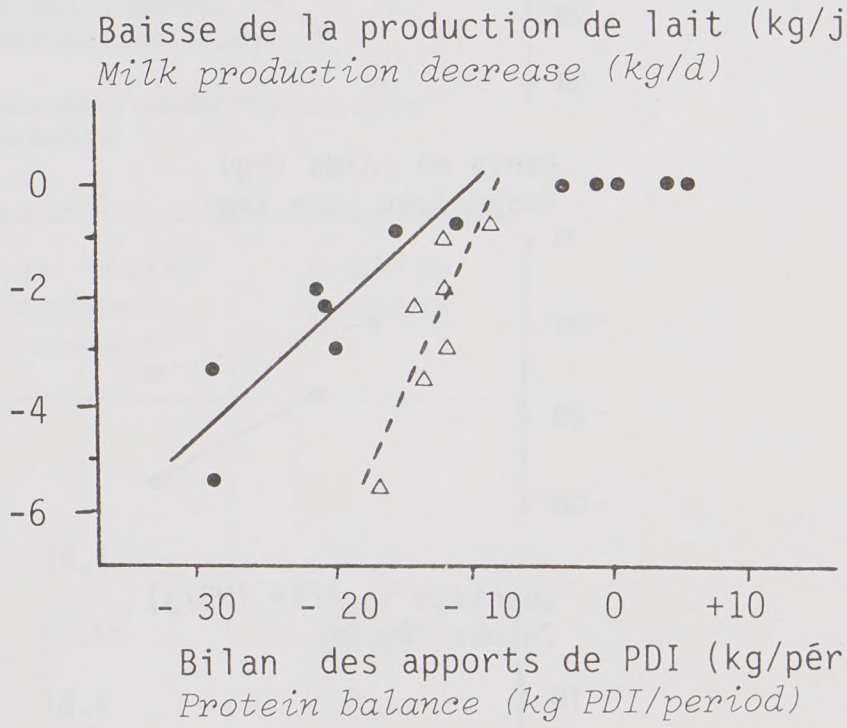


FIG. 5 : Relation entre la production de lait et l'apport d'azote après le vêlage (2 mois)

Relationship between milk production and protein intake after calving (2 months)

●—— Bilan théorique (apports d'azote - besoins pour l'entretien et la production de lait attendue)

Theoretical balance (protein supply - requirements for maintenance and expected yield)

△--- Bilan réel (apports d'azote - besoins pour l'entretien et la production réelle de lait)

Actual balance (protein supply - requirements for maintenance and observed yield)

Dans le cas de sous-alimentation moins prononcée (déficit de 10 à 15 kg PDI), les effets sur la production ont été très modérés (1 kg maximum). L'examen des liaisons entre la baisse de production et soit le bilan attendu, soit le bilan réel, indique donc qu'un déficit voisin de 10 kg de PDI sur les 2 premiers mois de lactation pourrait être toléré. Cette valeur globale sur le début de lactation devra être précisée pour donner des chiffres valables au cours des 2 ou 3 premières semaines qui correspondent à la période-clé.

L'effet de l'amélioration de la nutrition azotée sur la perte de poids des vaches est différent selon que le fourrage est distribué en quantité limitée ou à volonté comme le montrent les résultats de 4 essais effectués au Laboratoire de la Production laitière (fig. 6). Lorsque les fourrages sont limités, l'augmentation de la production s'est faite aux dépens des réserves lipidiques de la vache et les pertes de poids ont été accrues d'une dizaine de kg. Lorsque les fourrages étaient distribués à volonté, non seulement les animaux ont produit plus de lait avec l'apport azoté élevé, mais ils ont également perdu moins de poids (10 à 15 kg). Ceci a été possible parce que dans le même temps, les quantités ingérées étaient accrues de 2 kg à 2,5 kg MS. Il semble donc bien que l'augmentation de production consécutive à l'amélioration de la nutrition azotée ne se fait au dépens des réserves de la vache que si on limite l'apport de fourrage.

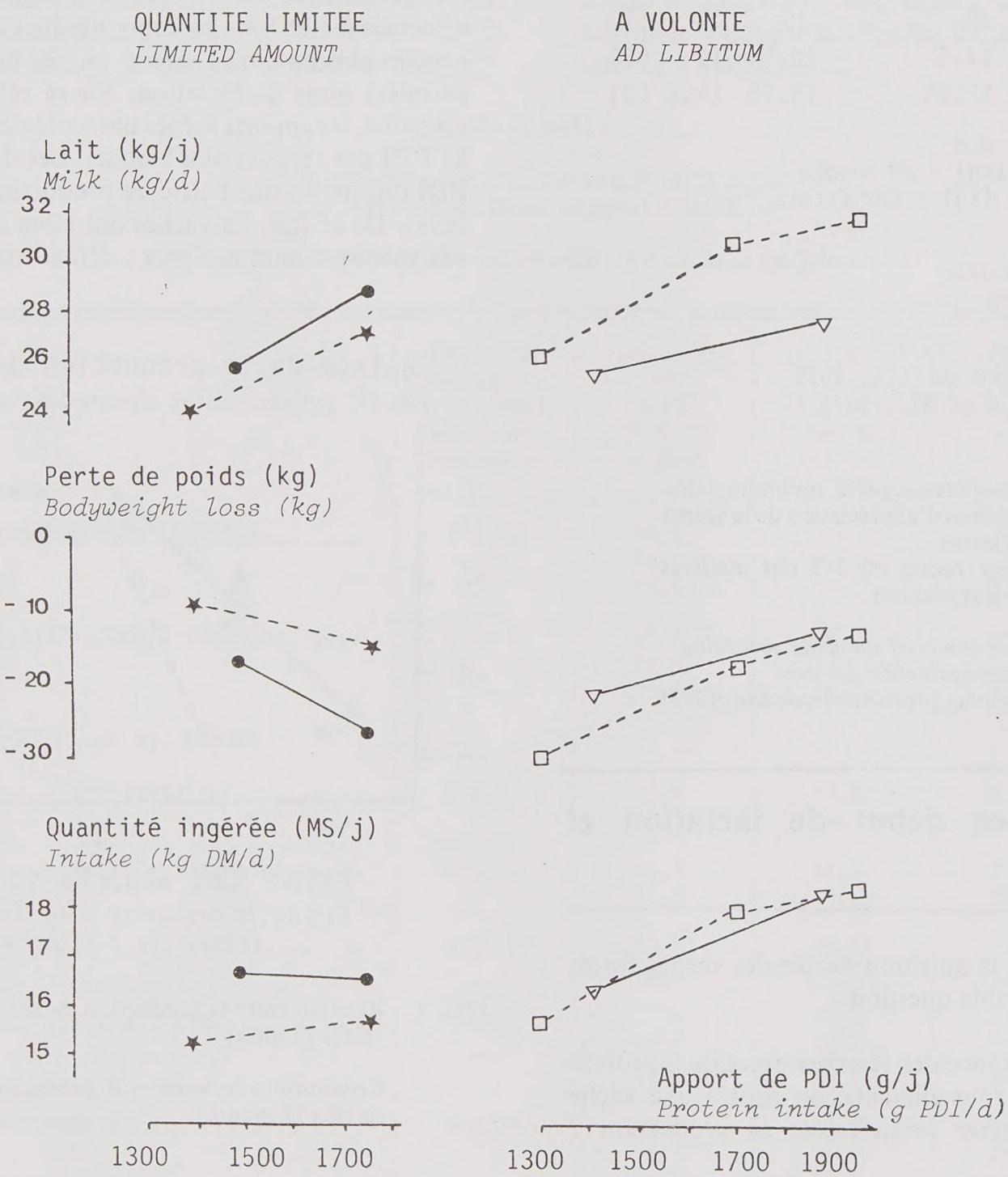


FIG. 6 : Influence de la quantité d'azote ingérée après vêlage sur la production de lait, la perte de poids et la quantité de MS ingérée

Effect of protein intake on milk production, bodyweight loss and DM intake after calving

Equilibre des acides aminés et production laitière

Il est raisonnable de penser que, comme chez les monogastriques, l'efficacité de l'utilisation métabolique des acides aminés (AA) est conditionnée par leur équilibre, principalement celui des AA indispensables. Les acides aminés les plus limitants ont pu être identifiés en particulier par l'étude de l'aminoacidémie libre : méthionine, lysine, phénylalanine, thréonine..., mais les évidences expérimentales manquent car les méthodes d'études sont rares et difficiles : infusion duodénale (SCHWAB *et al.,* 1976) ou sanguine (FISHER, 1972) d'AA ou de mélanges d'AA, supplémentation avec de la méthionine avec ou sans traitement de protection (REMOND *et al.,* 1971 ; TAMMINGA et VAN HELLEMOND, 1977).

La comparaison directe de sources azotées différant par l'équilibre de leurs acides aminés ne peut apporter de réponse à cause en particulier des différences simultanées de la dégradabilité. Pour éviter cet écueil, nous avons comparé un tourteau mal pourvu en acides aminés indispensables (tourteau d'arachide) avec un mélange (soja - colza) bien pourvu en AA indispensables (en particulier en méthionine) après les avoir protégés de la dégradation par un traitement au formol.

La mesure de la teneur en ammoniac dans le rumen et celle du flux duodénal de protéines ont permis de vérifier que l'efficacité du traitement au niveau digestif avait été la même pour les 2 tourteaux (DOREAU, non publié). La comparaison de ces 2 tourteaux chez des vaches en début de lactation (tabl. 2) a fait apparaître une meilleure production avec le tourteau le mieux équilibré en AA indispensables (soja-colza).

Une partie de cette différence peut être attribuée à l'effet indirect de la meilleure nutrition azotée via un accroissement de l'ingestion (tabl. 2). Cependant, un effet direct semble bien exister. On peut l'attribuer plus à la levée de la limitation causée par la fourniture insuffisante d'un ou plusieurs AA indispensables qu'à un effet de néoglucogénèse. Les résultats meilleurs obtenus par infusion de caséine comparativement au glucose (CLARK, 1975) iraient dans le même sens.

TABLEAU 2

Nature du tourteau et production laitière
(moyenne des 6 premières semaines de lactation)

Comparison in early lactation of treated oilmeals of similar ''by-pass value''
(6 first weeks of lactation)

Tourteaux tannés *Formaldehyde treated oilmeals*		Soja - colza *Soyabean + rapeseed*	Arachide *Groundnut*
INGESTION *INTAKE*			
- ensilage de maïs *maize silage*	kg MS... *kg DM*	14,1	12,9
- tourteau *oilmeals*	kg MS... *kg DM*	2,06	1,72
- ration totale *total diet*	kg MS... *kg DM*	18,4	17,1
- apport UFL..... *energy supply*	*UFL*	16,2	15,0
- apport PDI *protein supply*	g..... *g PDI*	1 950	1 836
PRODUCTION *PRODUCTION*			
- lait 4 % *FCM*	kg.....	31,7	28,4
- taux butyreux *fat*	p. 1000.	45,0	44,7
- taux de protéines *protein*	p. 1000.	33,2	32,4
- changement de poids *bodyweight change*	kg...	- 13	- 17

Conclusion

Des recherches analytiques et des études appliquées sont encore nécessaires pour bien comprendre les particularités de la nutrition azotée des vaches fortes productrices.

Au niveau digestif, le point primordial est évidemment d'assurer un approvisionnement suffisant en protéines non dégradées. Le problème de l'optimisation de la synthèse de protéines microbiennes semble en pratique moins dépendant de la fourniture d'azote fermentescible (souvent suffisante) mais en revanche la maîtrise des conditions de fermentations dans le rumen peut s'avérer importante.

Au niveau métabolique, des progrès pourront être faits à partir d'une meilleure connaissance des phénomènes de mobilisation, des acides aminés limitants et de leur fourniture optimum et des effets indirects de la nutrition azotée sur la capacité d'ingestion et sur l'orientation du métabolisme énergétique.

Références bibliographiques (1)

CLARK J.H., 1975. Lactation responses to post ruminal administration of proteins and amino acids. *J. Dairy Sci.,* **58**, 1178-1194.

FISHER L.J., 1972. *Can. J. anim. Sci.,* **52**, 377-384.

PAQUAY R., DE BAERE R., LOUSSE A., 1972. The capacity of the mature cow to lose and recover nitrogen and the significance of protein reserves. *Br. J. Nutr.,* **27**, 27-37.

REMOND B., CHAMPREDON C., DECAEN C., PION R., JOURNET M., 1971. Influence d'un apport de DL - Méthionine à des vaches au début de la lactation sur la production laitière et la composition du sang. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.,* **11**, 455-469.

REMOND B., JOURNET M., 1978. Effet du niveau d'apport azoté à des vaches au début de la lactation sur la production laitière et l'utilisation de l'azote. *Ann. Zootech.,* **27**, 139-158.

RULQUIN H., 1982. Effets sur la digestion et le métabolisme des vaches laitières d'infusions d'acides gras volatils dans le rumen et de caseinate dans le duodénum. I. Production et digestion. *Reprod. Nutr. Dev.,* **22**, 905-921.

SCHWAB C.G., SATTER L D., CLAY A.B., 1976. Responses of lactating dairy cows to abomasal infusions of amino-acids. *J. Dairy Sci.,* **59**, 1254-1270.

TAMMINGA S., Van HELLEMOND K.K., 1977. The protein requirements of dairy cattle and developments in the use protein, essential amino acids and non-protein nitrogen in the feeding of dairy cattle. In : *Protein and Non-Protein-N for Ruminants.* Pergamon Press, Oxford, p. 9-31.

TYRRELL H.F., MOE P.W., 1980. Effect of protein level and buffering capacity on energy value of feeds for lactating dairy cows. in : L.E. Mount - 8th *Symposium Energy Metabolism* - EAAP publ. n°**26**, 311-314.

VERITE R., JOURNET M., 1977. Utilisation des tourteaux traités au formol par les vaches laitières. II. Effets sur la production laitière du traitement des tourteaux au formol et du niveau d'apport azoté au début de la lactation. *Ann. Zootech.,* **26** (2), 183-205.

(1) La liste complète des références bibliographiques est disponible auprès de l'auteur.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 73-83

Relations fertilité - niveau de production - alimentation

F. BADINAND
Chaire de Pathologie de la Reproduction
E.N.V.A., 7, avenue du Général de Gaulle
94701 Maisons-Alfort Cedex

Résumé

La croissance de la naissance à la puberté intervient directement sur la fertilité de la génisse et de la vache adulte ainsi que sur sa production laitière. Un niveau alimentaire élevé abaisse l'âge au premier vêlage mais diminue la fertilité ultérieure et la production laitière totale. Un compromis entre vêlage précoce et longévité doit être trouvé. Un intervalle entre 2 vêlages de 365 jours permet d'obtenir une production laitière maximale. Les vaches hautes productrices ont, selon les études, une fertilité moins bonne, identique ou supérieure à celle des faibles productrices. En fait, c'est la variation relative de la production laitière en plus ou en moins, par rapport à la production moyenne de l'étable ou de la race qui est à l'origine de l'infertilité.

Les mêmes facteurs interviennent en même temps sur la production laitière et la fertilité : alimentation, génétique, taille du troupeau, détection des chaleurs, hygiène de l'étable et conditions du vêlage. Ces différents éléments étant identiques, il n'y a pas de relation directe entre production laitière et fertilité.

Summary

Relationship between fertility, milk production and nutrition

The growth rate from birth to puberty interferes with fertility of heifer and adult cows and also with milk production. A high level of nutrition lowers the age at first calving but depresses further fertility and whole milk production. An adjustment between early calving and longevity must be found.

A 365 day calving interval allows an optimate milk production. According to litterature the high yielding cows have lower, equal or better fertility than the low yielding ones. In fact, the infertility depends on relative variation of milk production in respect to herdmates' or breed's milk production and no on absolute yielding.

Nutrition, genetics, herd size, oestrus detection, herd management and calving traits interfere at the same time with milk production and fertility. When these factors are the same there is no direct relationships between milk production and fertility.

La production laitière bovine tient une place importante dans l'économie française. Parmi les produits de l'élevage qui représentent 55 p.100 de la production agricole en 1982 elle en constitue 31 p.100. D'autre part, il s'agit d'une des rares fournitures agricoles qui permette un revenu régulier puisque étalée sur toute l'année et payée mensuellement par les laiteries. Aussi on conçoit que l'amélioration génétique, notamment par l'introduction de sang Holstein, visant à une augmentation du lait produit par vache et par an, soit recherchée par les éleveurs.

Cependant, la production laitière n'est pas le seul facteur de rentabilité d'un cheptel laitier. Pour qu'il y ait lactation il faut qu'il y ait vêlage et donc fertilité de la vache. La lactation et la reproduction nécessitent de plus une alimentation convenable en quantité et qualité. Le lait et, dans une moindre mesure, le veau représentent la quasi totalité des rentrées d'argent dans l'exploitation, les aliments l'essentiel des sorties de trésorerie. Un équilibre entre ces trois composantes est nécessaire pour l'économie d'un élevage.

Physiologiquement, lactation, reproduction et alimentation sont liées mais jusqu'à quel point ? Existe-t-il une relation directe entre la production laitière d'un individu et sa fertilité ? Comment l'alimentation s'intercale-t-elle entre ces deux

paramètres économiques ? C'est ce que nous tenterons de dégager.

Dans une première partie nous rappellerons les principaux critères de reproduction et de lactation dans l'espèce bovine. Ensuite, nous verrons l'influence de la nutrition sur la fertilité puis la lactation de la vache. Il sera alors possible d'étudier les interférences entre lactation d'une part et critères de reproduction d'autre part pour répondre en fin de compte à la question suivante : une vache produisant 10.000 kg de lait est-elle moins féconde que celle qui n'en produit que 4.000 ?

Les critères de reproduction et de production laitière chez la vache

Reproduction

Définitions

Dans toutes les espèces :

. Fertilité : nombre de gestation par unité de temps
. Prolificité : nombre de jeunes nés par mise-bas
. Fécondité : nombre de jeunes nés vivants par unité de temps.

(= fertilité × prolificité)

Chez la vache, la pluriparité étant rare, fertilité et fécondité se confondent à peu près ; cependant, le second terme englobe la vitalité du produit de la gestation : une vache qui avorte était fertile mais elle n'est pas féconde.

Afin d'éviter toute confusion on distingue chez les unipares fertilité et fécondité de la façon suivante :

- le taux de fertilité correspond au nombre d'inséminations nécessaires pour obtenir une gestation - encore appelé ''indice coïtal'' ;

- le taux de fécondité est défini par l'intervalle entre deux mises-bas à terme de jeunes vivants et viables.

Symétriquement, une vache est dite :

- infertile lorsque la gestation n'a été obtenue qu'après 3 inséminations ou plus. La stérilité est l'état d'impossibilité définitive de reproduire ;

- inféconde quand l'intervalle entre deux vêlages normaux est supérieur à 400 j.

Pris dans son sens le plus large, la fécondité englobe tous les phénomènes menant à la production d'un veau viable et même la productivité d'un animal depuis sa naissance jusqu'à son abattage.

Critères

Ces définitions permettent de connaitre les critères de fécondité d'un individu.

Durant la vie de l'animal

- Age à la puberté
- Age à la première fécondation (ou au premier vêlage)
- Nombre de vêlages et de veaux nés viables
- Intervalle moyen entre deux vêlages successifs
- Age de la réforme.

Durant un cycle de reproduction

Le critère global est l'intervalle entre deux vêlages successifs à terme qui se décompose comme suit :

$$(V\text{-}V) = (V\text{-}C_1) + (C_1\text{-}I_1) + (I_1\text{-}I_f) + \text{gestation.}$$

Soit:

. vêlage - 1ères chaleurs
. 1ères chaleurs - 1ère insémination
. 1ère insémination - insémination fécondante
. gestation (constante).

Les deux premiers intervalles sont souvent confondus sous la forme de $(V\text{-}I_1)$ car les chaleurs sans insémination sont rarement notées bien qu'il existe une corrélation positive entre la précocité des 1ères chaleurs *post-partum* et la fertilité (THATCHER et WILCOX, 1973).

Le temps écoulé entre deux vêlages normaux est le meilleur critère annuel de la reproduction mais il est tardif. On lui préfère l'intervalle (V-If) avec lequel il est très fortement corrélé (r^2 = 0,90 - 0,98) (BARR, 1975).

La fertilité individuelle peut également être exprimée par la fertilité à la première insémination (taux de réussite en 1ère insémination ou TRI_1) ou le nombre d'inséminations nécessaire pour obtenir une gestation (indice coïtal ou I/If).

Chacun de ces critères est relié aux autres de façon plus ou moins nette. Même si leur signification n'est pas parfaitement identique, ils expliquent chacun une partie de la fertilité et sont donc utilisés couramment pour chiffrer celle-ci.

Production laitière

Pour une femelle, le critère le plus complet est la quantité globale obtenu durant toute sa carrière. On peut également tenir compte de la quantité de matière grasse ou de matière sèche utile produite durant la vie de l'animal.

Pour un cycle de reproduction, la date de tarissement étant variable selon la date prévue du vêlage suivant, tous les résultats sont ramenés à une lactation standard de 305 jours pour un lait contenant 4 p.100 de matière grasse.

Cette donnée est cependant tardive et difficile à mettre en relation avec la fertilité puisque celle-ci se manifeste normalement 90 jours après la mise-bas et en tout état de cause avant le 150e jour *post-partum*.

D'autre part, une vache qui n'est fécondée que 6 ou 8 mois après le vêlage aura une lactation de 13 à 15 mois ; les comparaisons lactation - fertilité seront fortement biaisées.

Aussi, pour ce qui nous concerne ici, préfère-t-on utiliser d'autres critères :

- lactation de 120 jours en poids total ou en poids de MG ou en poids de MSU ;

- résultats au 1er contrôle laitier à condition que celui-ci ait lieu à une date fixe par rapport au vêlage ;

- lactation antérieure ramenée à 305 jours ;

- évolution de la lactation : valeur du pic, délai entre vêlage et pic de lactation, taux de croissance ou décroissance mensuelle.

Tous les critères, de reproduction et lactation, ont un intérêt en valeur absolue et pour un individu mais encore plus lorsqu'ils sont comparés avec ceux des animaux du même troupeau ou avec les normes établies pour un animal de la même race, entretenu dans des conditions à peu près identiques.

Influence de l'alimentation sur la fécondité et la lactation

La définition des différents critères de fécondité et de production laitière permet d'étudier l'influence de l'alimentation. Il n'est pas question ici d'analyser toutes les données fournies par la littérature. Nous nous contenterons de signaler les expériences les plus significatives, le rôle de l'alimentation étant bien connu.

Fécondité

Alimentation chez la génisse

La croissance des génisses est liée essentiellement à l'alimentation et notamment à sa teneur énergétique. Elle intervient de façon très nette sur tous les paramètres de reproduction, de la puberté à la réforme de l'animal.

Poids vif - Puberté

L'alimentation des jeunes est le facteur essentiel de l'apparition de la puberté, en dehors des facteurs génétiques et de la pathologie intervenant durant cette période. En effet, la puberté apparait lorsque le poids de la femelle atteint de 39 à 43 p.100 de son poids adulte (REID *et al.,* 1964). On peut ainsi avancer la puberté par une alimentation appropriée (LITTLE et KAY, 1979) (tabl. 1). L'excès alimentaire se traduit essentiellement par un dépôt de graisses sur l'ensemble de l'organisme et en particulier dans l'utérus (AMIR *et al.,* 1968) (tabl. 2).

C'est le début de la vie de la génisse qui est prépondérant. Un retard pris pendant les 4 premiers mois ne peut pas être compensé ultérieurement (TROCCON et LOISEL, 1980).

Fertilité

Quel que soit l'âge à la puberté, la fertilité n'est bonne que lorsque la génisse a atteint environ 60 p.100 de son poids adulte et si sa croissance a été régulière. Une croissance insuffisante peut être compensée par un flushing incitatif ou postoestral (LOISEL, 1975) (tabl. 3).

TABLEAU 1

Influence du niveau de croissance entre la naissance et 12 mois sur l'âge et le poids vif à la puberté (génisses laitières frisonnes anglaises)

Effect of growth rate from birth to 12 months on age and live weight at puberty (Friesian heifers)

GMQ de 3 à 12 mois (g/j) *Growth rate 3-12 months (g/d)*	500	670	750	810	1040
Age à la puberté (mois) *Puberty Age (month)*	11,3	10,1	9,5	9,8	7,9
Poids vif à la puberté (kg) *Puberty live weight (kg)*	241	237	238	258	242

(LITTLE, 1979)

TABLEAU 2

Influence de l'alimentation sur la croissance de la naissance à 9 mois

Effect of plane of nutrition on growth rate from birth to 9 months

Plan d'alimentation *Plane of nutrition*	Normal (100)		Haut - *High* (180)	
	Poids *Weight*	p. 100	Poids *Weight*	p. 100
Carcasse (kg) *Carcass (kg)*	195	100	258	133
Gras de carcasse (kg) *Carcass fat (kg)*	11	100	23,5	214
Utérus (g) *Uterus (g)*	55	100	139	253

(AMIR, 1963)

TABLEAU 3

Niveau alimentaire et fertilité chez la génisse

Plane of nutrition and fertility in heifer

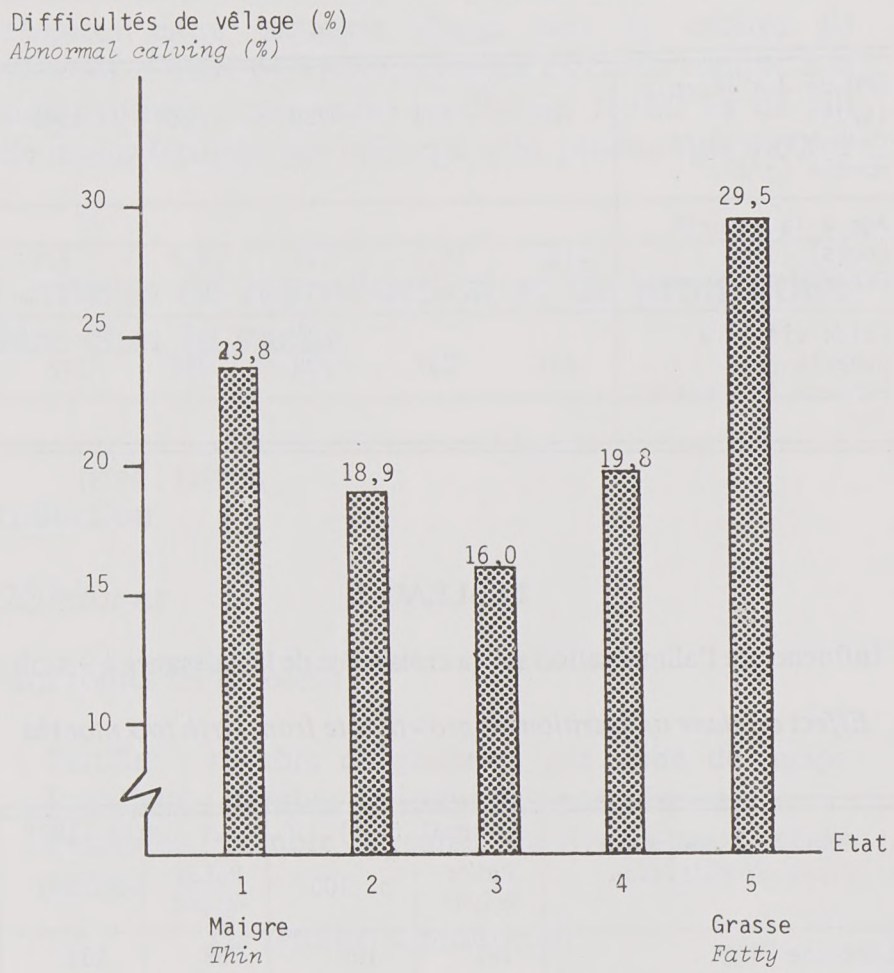
GMQ (g/j) *Growth rate (g/d)*	Modalités *Plane*	% Réussite en 1° IA *% NR at 1st AI*
< 400 g	Irrégulier Régulier Rég. + flushing	30 50 60
400 - 600 g	Régulier Rég. + flushing	70 80
600 - 800 g	Régulier Rég. + flushing	70 80
> 800 g	Irrégulier Régulier Rég. + flushing	30 50 70

(LOISEL, 1975)

Conditions du premier vêlage

Le foetus croît de façon identique quels que soient l'âge et l'alimentation de la mère. Une croissance insuffisante de celle-ci, due à une sous-alimentation, a pour conséquence une faiblesse de développement du bassin et donc une disproportion foeto-pelvienne. A l'inverse, un excès d'embonpoint

par excès énergétique de la ration provoque un dépôt de graisse dans le bassin, un défaut des contractions utérines incompatibles avec un vêlage eutocique (PHILIPSON, 1976) (fig. 1).



(PHILIPSON, 1976)

FIG. 1 : Influence de l'état de la génisse au vêlage sur la qualité du vêlage

Relationships between precalving measurements in friesian heifers and calving performance

Longévité

La croissance de la génisse a un effet sur sa longévité (en nombre de gestations obtenues durant toute la vie de l'animal) inverse de celui sur la puberté (REID *et al.*, 1964) (tabl. 4).

TABLEAU 4

Influence du niveau alimentaire de la génisse sur sa longévité

Effect of plane of nutrition in heifer on longevity

Niveau alimentaire de la génisse *Plane of nutrition*	% de vaches vêlant *% of cows calving*		
	1 - 3 fois *1 - 3 times*	4 - 6 fois *4 - 6 times*	⩾ 7 fois *⩾ 7 times*
Haut - *High*	65	26	9
Normal - *Normal*	35	44	21
Bas - *Low*	22	38	40

(REID, 1964)

Il convient donc de trouver un compromis entre croissance rapide - vêlage précoce et croissance plus lente - longévité.

Alimentation de la vache adulte

Début de lactation

C'est à cette période que se produit normalement la fécondation. Les études la concernant sont nombreuses. Nous ne rappellerons que quelques chiffres. Les déséquilibres calorico-azotés de ± 1 UF et ± 200 g de MAD, en calcium de ± 50 g et en phosphore de ± 10 g par rapport aux besoins ont toujours pour conséquence une chute du taux de fertilité (tabl. 5 et 6) (GASCOIN et LOISEL, 1978).

TABLEAU 5

Influence des bilans énergétiques et azotés à l'insémination sur la fertilité des vaches en équilibre pour le calcium

Effect of energy and protein balances at A.I. time on fertility

MAD \ UF	> - 1	- 1 à + 1	> + 1
< - 200 g	27 51,9	2 -	0 -
- 200 à + 200 g	37 59,4	78 70,5	29 62,1
> + 200 g	10 -	79 69,6	181 65,7

(GASCOIN et LOISEL, 1978)

Dans chaque case, le chiffre du haut indique le nombre de vaches, celui du dessous, le % de réussite à la 1ère IA (TRI_1)

Top nb : n° of cows, buttom nb : % non return at 1st A.I.

TABLEAU 6

Influence des bilans phosphore et calcium sur la fertilité

Effect of phosphorus and calcium intake at A.I. time on fertility

Ca \ P	< - 10 g	- 10 à + 10 g	> + 10 g
0	28 42,9	252 58,3	41 63,4
0 à 50 g	2 -	192 71,6	282 61
50 à 100 g	0 -	27 55,6	135 63,7
> 100 g	0 -	0 -	19 31,6

(GASCOIN et LOISEL, 1978)

Dans chaque case, le chiffre du haut indique le nombre de vaches, celui du dessous le % de réussite à la 1ère IA (TRI_1)

Top nb : n° of cows, buttom nb : % non return at 1st A.I.

Milieu de lactation

Du 4e mois de lactation au tarissement, l'alimentation joue peu sur la reproduction. Les femelles sont normalement gestantes et la ration n'a pas de répercussion sur le développement foetal.

Fin de lactation - Période sèche

La phase dite de tarissement est essentielle pour l'avenir reproducteur. Si l'état d'embonpoint des vaches adultes au vêlage est moins grave que chez la génisse pour l'accouchement, il n'en demeure pas moins que l'insuffisance de la ration affecte en premier lieu la fertilité *post-partum* et que l'excès énergétique est responsable du vaste ''syndrôme de la vache grasse'' avec toutes ses répercussions sur la reproduction.

- Sous nutrition

Durant la période sèche, l'animal doit reconstituer ses réserves. Une sous-nutrition se traduit d'abord par un retard de réapparition des chaleurs ($V\text{-}C_1$) l'apport énergétique étant essentiel, alors que l'apport azoté ne semble que peu intervenir (ZIMMERMANN *et al.,* 1961).

Cependant, cet effet néfaste d'une carence peut facilement être corrigé par le niveau alimentaire *post-partum* (PACCARD, 1977) (tabl. 7).

TABLEAU 7

Bilan énergétique en début de lactation et fertilité
(% des vaches)

Effect of energy balance in early lactation on fertility
(% *of cows*)

Bilan UF/j durant les 3 lers mois de lactation *Energy balance (UF/d) during the 1st 3 months of lactation*	< - 4	- 4 à - 2,6	- 2,5 à - 0,6	⩾ - 0,5
Fertilité très bonne et bonne *Very good and good fertility*	63,3	66,7	72,2	73,4
Fertilité mauvaise et très mauvaise *Bad and very bad fertility*	24,3	21,1	15,7	16,9

(PACCARD, 1977 d'après EDE du Finistère, 1972)

En ce qui concerne les minéraux, phosphore et calcium essentiellement, une carence modérée a les mêmes conséquences que l'insuffisance énergétique mais un excès ne semble pas préjudiciable à la fertilité *post-partum* (tabl. 8).

- Excès alimentaire

L'excès énergétique, est le plus préjudiciable. Il peut aboutir au syndrôme de la vache grasse (BRUGERE et BRUGERE, 1980). Sans aller jusque là, l'engraissement des animaux avant le vêlage a les mêmes conséquences que chez la génisse sur les conditions du vêlage et favorise les complications *post-partum* de non délivrance, métrites, maladies métaboliques toujours contraires à une bonne fertilité (MORROW, 1976 ; REID *et al.,* 1979).

TABLEAU 8

Bilan phosphocalcique en fin de gestation et fertilité
(% des vaches)

Effect of phosphorus and calcium at dry period on fertility
(% *of cows*)

Bilan calcique (g/2j) *Calcium balance (g/2d)*	< 0	0 à 40	40 à 110	⩾ 110
Fertilité très bonne et bonne *Very good et good fertility*	51,0	71,0	71,6	72,2
Fertilité mauvaise et très mauvaise *Bad and very bad fertility*	29,4	18,3	16,8	16,8
Bilan phosphorique (g/2j) ***Phosphorus balance (g/2d)***	**< - 5**	**- 5 à + 9**	**10 à 34**	**⩾ 35**
Fertilité très bonne et bonne *Very good and good fertility*	68,4	71,7	72,0	72,7
Fertilité mauvaise et très mauvaise *Bad and very bad fertility*	19,2	16,4	16,8	16,5

(PACCARD, 1977 d'après EDE du Finistère, 1972)

Lactation

Alimentation de la génisse

La croissance de la mamelle est isométrique jusqu'à 6 mois puis allométrique positive jusqu'au 3e ou 4e mois après la puberté et enfin fonction du cycle sexuel et de la gestation (cf. article de DELOUIS).

Une croissance trop rapide (GMQ >800 g) est très néfaste sur le développement du tissu sécrétoire de la mamelle à la puberté (AMIR *et al.,* 1968) (tabl. 9). Cela se traduit, surtout si la croissance est exagérée à partir du 6e mois, par une production laitière faible dès la 1ère lactation et pour les lactations suivantes (LITTLE et KAY, 1979 ; AMIR et KALI, 1978) (tabl. 10).

Encore plus que pour la fertilité, il faut trouver un compromis entre l'obtention d'un format suffisant pour un vêlage précoce et une croissance modérée permettant de bonnes lactations.

Alimentation de la vache

Les autres articles de cette revue développent abondamment le sujet. Rappelons simplement que l'alimentation est importante surtout au cours des premières semaines de la lactation afin d'obtenir un pic maximal, gage d'une forte production totale.

TABLEAU 9

Influence de la vitesse de croissance depuis la naissance sur le développement de la mamelle au 1er oestrus

Effect of growth rate from birth to puberty on mammary development at 1st oestrus

GMQ (g/j) *Growth rate (g/j)*	Poids vif au 1er oestrus (kg) *Live weight at 1st oestrus (kg)*	Poids de la mamelle (g) *Mammary weight (g)*	
		Total *Whole gland*	Tissu secr. *Secr. tissue*
630	260	1.210	340
820	227	1.360	250
1.080	226	1.590	125

(AMIR, 1968)

TABLEAU 10

Influence de la vitesse de croissance de 6 mois à 15 mois sur la production laitière (Frisonne)

Effect of growth rate from 6 to 15 months on milk production (Friesian)

GMQ (g/j) *Growth rate (g/j)*	Age au 1° vêlage (mois) *Age at 1st calving (month)*	Lactation de 305 j (kg) *305 d lactation (kg)*	
		1°	3°
540	27	3.890	4.457
870		2.426	2.292

(LITTLE, 1979)

Relations entre production laitière et fertilité

L'interaction entre la fertilité et la production laitière a, semble-t-il un double effet :

- les plus fortes laitières sont les moins fertiles ;
- un retard de fécondation abaisse la production laitière.

Celà reviendrait à dire que plus une vache produit, moins elle est fertile et que plus elle tarde à être fécondée, moins elle produit donc plus elle produit, moins elle produit (ATTONATY *et al.,* 1973). Ces deux affirmations doivent donc d'une part être distinguées l'une de l'autre et d'autre part être nuancées.

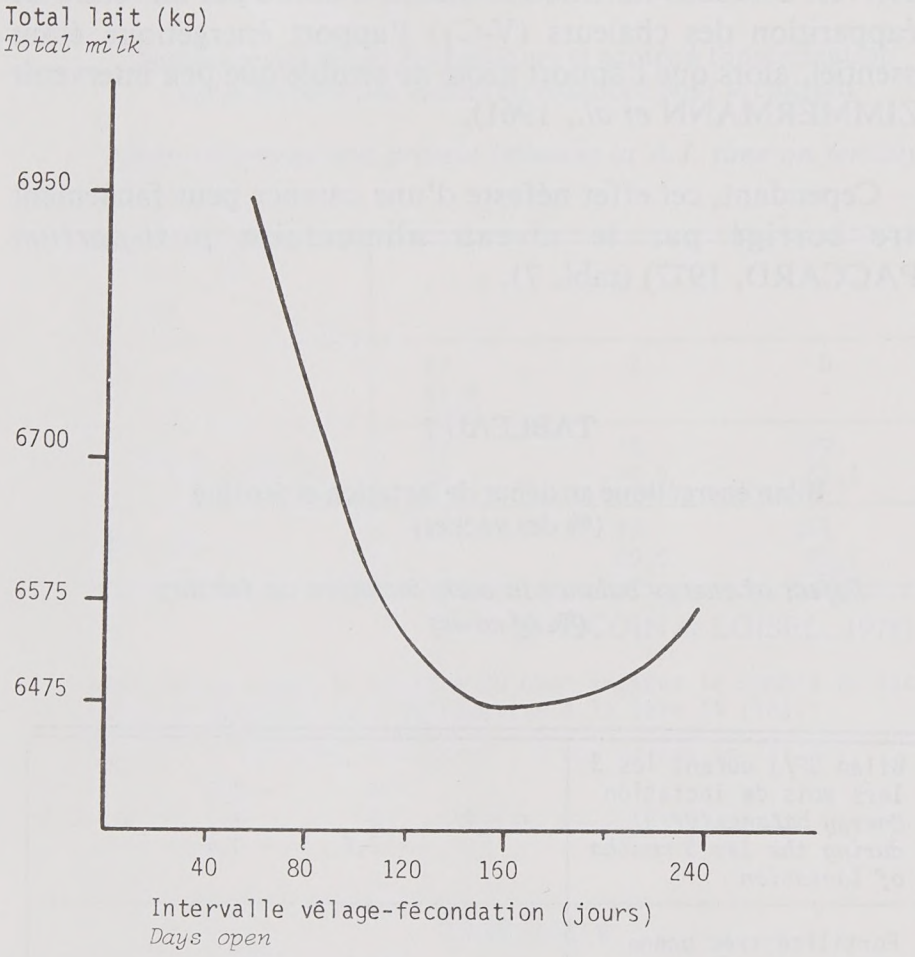
Influence de la fertilité sur la production laitière

Tous les auteurs s'accordent pour affirmer qu'un retard de la fécondation ou, ce qui revient au même, une augmentation de l'intervalle vêlage - vêlage, abaisse la production laitière.

Le seul élément qui est amélioré par l'infertilité est la lactation en cours dont la production totale augmente régulièrement jusqu'à un intervalle V-If de 240 j (SMITH et LEGATES, 1962). Mais cette amélioration passagère est anihilée par la baisse de tous les autres critères : production laitière journalière, d'une lactation de 305 jours ou sur la carrière totale de l'animal.

Déjà en 1958, POLY et VISSAC avaient mis en évidence cette relation. Il y a 25 ans, un retard de 20 jours de l'intervalle V-V provoquait une baisse de production allant de 0,15 à 0,50 kg de lait par jour.

L'étude de LOUCA et LEGATES (1968) portant sur des vaches produisant plus de 6.000 kg de lait va dans le même sens, apportant des précisions intéressantes. Sur toute la vie d'un animal, en moyenne 3,77 gestations, chaque jour de retard de fécondation au delà de 40 j *post-partum* entraine une perte de 2,40 ± 1,09 kg de lait et 0,112 ± 0,040 kg de matière grasse. En termes de production sur une lactation, cela se traduit selon la figure 2.



(LOUCA et LEGATES, 1968)

FIG. 2 : Influence de l'intervalle V-If sur la production laitière moyenne calculée sur 3,77 lactation

Partial regressions of productive traits and days open

Seules les primipares échappent à cette règle. En effet, chez celles-ci la persistance de la lactation est forte si bien que l'allongement de la lactation n'entraine pas une forte diminution de la production journalière.

Par contre, chez les multipares, la production au 12e ou 14e mois de lactation est nettement inférieure à celle des premiers mois et ce d'autant plus que le niveau de production est élevé. Un accroissement de l'intervalle V-V fait échanger une production de début contre une production de fin de lactation.

Les vaches hautes productrices infertiles ont une production laitière inférieure aux mêmes femelles fertiles.

Influence de la production laitière sur la fertilité

Les avis sont partagés sur le sujet.

Une forte production laitière diminue la fertilité

Une enquête menée dans l'Yonne et le Loiret en 1964 (in ORTAVANT *et al.*, 1971) montre que les vaches produisant en moyenne moins de 20 kg de lait par jour demandent 1,59 I.A. pour être fécondées, contre 2,34 pour celles qui produisent plus de 20 kg.

HORVATH (1966) met en évidence une corrélation positive de 0,23 entre production laitière quotidienne et intervalle vêlage - vêlage. Chez les fortes productrices, cet intervalle est supérieur de 18,5 j par rapport à la moyenne du troupeau.

HEWETT (1968) compare les productions laitières de vaches infertiles malgré des chaleurs normales (Repeat breeders) et de vaches fertiles. Sur les 212 paires analysées, la production des 1ère, 2e, 3e et 4e mois de lactation est inférieure pour les vaches fertiles. La production en 120 jours est inférieure de 86,4 kg, la différence étant significative au seuil de 0,001.

La même différence est observée chez les primipares mais pour la lactation de 305 j.

Dans le même article, HEWETT prouve également que la lactation antérieure (sur 120 j) était inférieure chez les vaches normales de 78,6 kg par rapport aux repeat-breeders.

En 1971, le même auteur compare les paramètres de fertilité dans un troupeau avec la production laitière moyenne de l'élevage, appréciée par le poids de matière grasse produite pour une lactation de 305 j. Le taux de réussite en 1ère I.A., est corrélé négativement, l'indice coïtal et l'intervalle I_1-I_f positivement avec la production.

En France, FRANCOIS (1972) donne les résultats résumés dans le tableau 11.

Pour ce qui concerne les fortes productrices, signalons enfin les résultats de FRANCOS et RATTNER (1975) (fig. 3). Celà se traduit chez les multipares produisant plus de 8.000 kg et chez les primipares plus de 6750 kg par un intervalle V-If toujours supérieur respectivement à 110 et 135 j.

La fertilité serait donc affectée par une lactation élevée. Cependant, d'aussi nombreux auteurs considèrent que la production laitière n'est pour rien dans la fertilité.

La production laitière n'affecte pas la fertilité

BOYD *et al.* (1954) constatent que la fertilité est très variable entre les 29 troupeaux de leur étude mais pas entre animaux du même élevage. La corrélation intra-troupeau entre production laitière en 120 jours et fertilité varie de -0,52 à + 0,79.

CURRIE (1956) et EVERETT *et al.* (1966) chacun sur près de 10.000 vaches, KOOPMAN et WIJBENGA (1973) sur 1.600 femelles, ne mettent en évidence aucune relation entre la production laitière à 120 ou 305 j et divers paramètres de la reproduction (fertilité, indice coïtal, pourcentage de vaches réformées pour infertilité, intervalle V-If).

TABLEAU 11

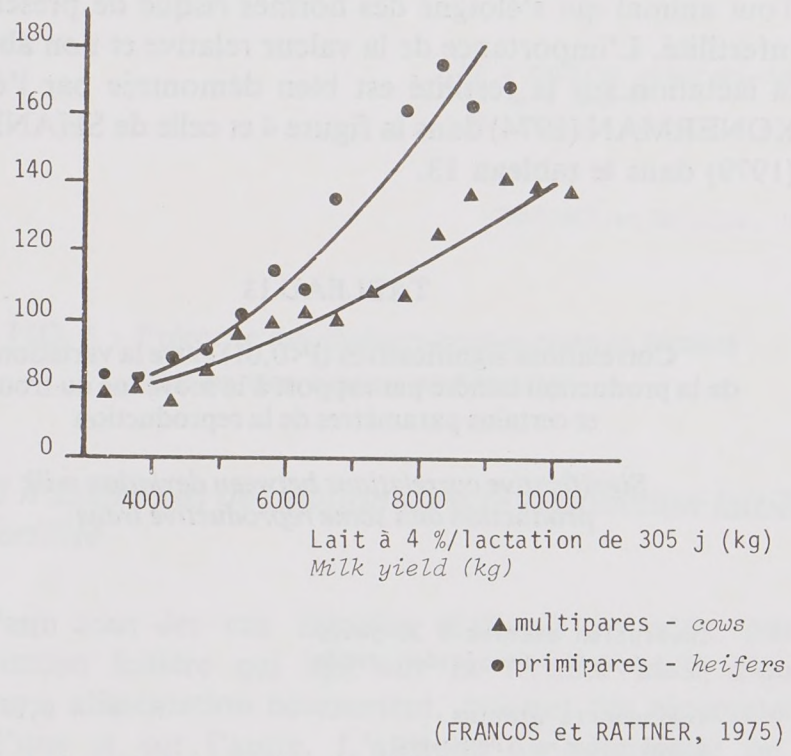
Influence de la production laitière sur la fertilité

Effect of milk production on fertility

Production laitière *Milk production (kg)*	Nb d'animaux *N° cows*	V-If moyen (j) *days open (average)*	% vaches fécond. à 90 j *% of gravid 90 d post calving*
< 4.500	104	91	59
4.500 à 5.000	74	98	51,4
> 5.000	79	110	41,1

V-If = intervalle vêlage-Insémination fécondante

(FRANCOIS, 1972)



(FRANCOS et RATTNER, 1975)

FIG. 3 : Influence de la production laitière sur l'intervalle V-If
Milk yield and length of open period

Une forte production laitière améliore la fertilité

D'autres auteurs comme SHANKS *et al.* (1979) vont même jusqu'à affirmer que ''les vaches qui donnent le plus de lait ont la fertilité la meilleure (r = +0,27) et l'intervalle V-If le plus court (r = -0,11)''. Toute augmentation de la production mensuelle de 45 kg par rapport à la moyenne de l'étable s'accompagne d'un raccourcissement de V-If de 0,16 jour et d'une amélioration de l'indice coïtal de 0,24 ($P < 0,05$).

L'expérience de la pratique courante permet de constater qu'au sein d'un troupeau ce sont souvent les meilleures productrices qui sont les meilleures reproductrices, ainsi que nous le montre le tableau 12.

Variation de production laitière et fertilité

Il est apparemment difficile de tirer une conclusion de ces différents résultats. En fait, il n'existe pas de relation continue entre production et reproduction. Il faut distinguer les vaches faibles productrices et les fortes productrices par rapport à la moyenne, que celle-ci soit établie par race ou par exploitation.

TABLEAU 12

Influence de la production laitière au 1er contrôle laitier sur la fertilité dans un élevage

Effect of milk production at first control on fertility in a herd

Production au 1° contrôle laitier *Milk production*	Nb de vaches *N° cows*	(Nb) et % réussite en 1ère IA *N° and % non return at 1st A.I.*	(Nb) et % infertilité *N° and % infertility*
> 35 1	21	(14) 66	(4) 19
< 22 1	18	(9) 50	(6) 33

(SHANKS et coll., 1979)

Tout animal qui s'éloigne des normes risque de présenter une infertilité. L'importance de la valeur relative et non absolue de la lactation sur la fertilité est bien démontrée par l'étude de KONERMAN (1974) dans la figure 4 et celle de SHANKS *et al.* (1979) dans le tableau 13.

TABLEAU 13

Corrélations significatives (P<0,01) entre la variation de la production laitière par rapport à la moyenne du troupeau et certains paramètres de la reproduction

Significative correlations between deviation milk production and some reproductive traits

Involution utérine à 30 jours *30 d Uterine involution grade*	r = - 0,15
Traitements utérins *Local uterine treatment*	r = + 0,14
Kystes ovariens *Cystic follicles*	r = + 0,14
Traitements hormonaux *Hormonal ovarian treatment*	r = + 0,12

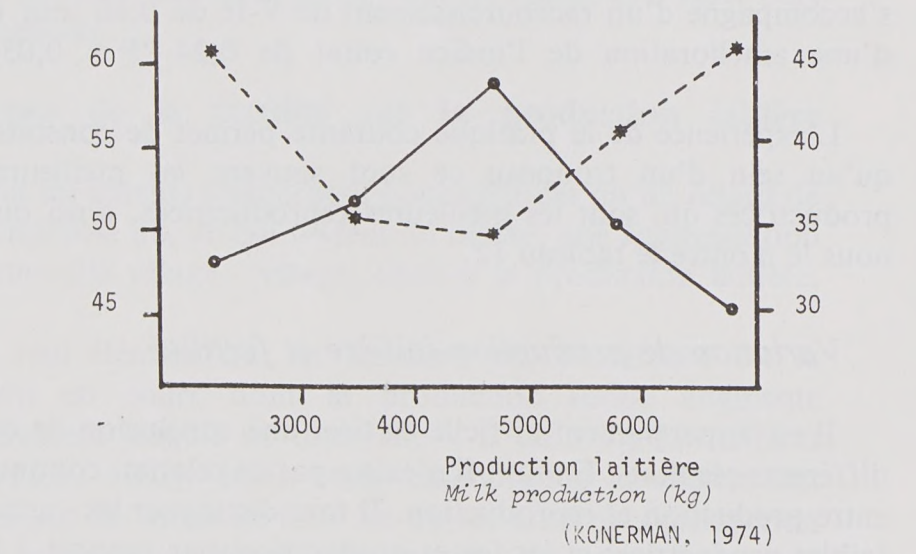


FIG. 4 : Relations production laitière - fertilité
Milk yield and fertility

Comment interpréter les relations lactation-fertilité ?

L'infertilité de la vache connaît de nombreuses origines qui peuvent être soit la cause d'une faible production laitière soit la conséquence d'un déséquilibre se répercutant sur les deux paramètres lactation et fertilité en même temps.

Vêlage et puerperium immédiat

Toute dystocie augmente les risques de non délivrance, de pathologie utérine, qui se répercutera nécessairement sur la lactation. Nous avons vu plus haut que l'état d'embonpoint est un facteur non négligeable d'apparition des dystocies. Donc le déséquilibre alimentaire entraine à la fois infertilité et faible production laitière. Mais c'est la qualité du vêlage et non la production laitière élevée qui est la cause essentielle de l'infertilité comme le prouve, entre autres, l'étude d'AYALON *et al.* (1971) (tabl. 14).

TABLEAU 14

Influence de la qualité du vêlage et de la production laitière sur la fertilité

Effect of calving caracteristics and milk production on fertility

	Prod. lait. (kg) *Milk production*	Réussite en 1ère IA % *% non return at 1st A.I.*	(V-If) (j) *Days open*
Vêlage dystocique	6.850	44,8	122
Abnormal calving	5.700	43,0	117,6
Vêlage normal	6.850	47,2	103,8
Normal calving	5.000	51,1	96,9

V-If = intervalle vêlage-Insémination fécondante

(AYALON, 1971)

Les névroses vitulaires (''fièvre de lait'') sont en relation directe avec la production laitière. Cependant, si elles sont traitées convenablement et ne s'accompagnent pas d'autres pathologies comme la rétention placentaire elles n'ont aucun rôle direct sur la fertilité (BADINAND, 1981).

Comme l'écrivent SHANKS *et al.*, il est normal que les fortes productrices soient également les plus fertiles car ce sont elles qui sont en meilleure santé.

Cycle sexuel *post-partum*

Les premiers cycles sexuels après le vêlage sont en général courts et les chaleurs peu apparentes.

Or, il existe une relation significative entre la précocité d'apparition des chaleurs *post-partum* et la fertilité (THATCHER et WILCOX, 1973) (fig. 5).

Pour expliquer le délai d'apparition de l'oestrus, on retrouve les causes précédemment évoquées :

. la sous ou la sur-alimentation pendant la période sèche ;
. les dystocies qui selon MORROW *et al.* (1966) retardent de 19 jours la 1ère ovulation ;
. la production laitière dont l'action est controversée (MARION et GIER, 1968; OLDS et SEATH, 1953).

Il faut ajouter un élément essentiel qui n'a à voir ni avec l'alimentation ni avec la lactation : le temps consacré par l'éleveur à observer chacun de ces animaux.

Taille du troupeau

Ce facteur est bien souligné par la différence de fertilité existant entre les troupeaux selon leurs dimensions (HEWETT 1971 ; ROINE et SALONIEMI, 1978) (tabl. 15).

Comme les hautes productrices se trouvent en général dans les plus grandes étables, on peut facilement confondre lactation élevée et troupeau important. Il est en tout cas fréquent de constater dans les troupeaux laitiers de haut niveau des difficultés pour observer les chaleurs, de telle sorte que, à fertilité égale, les fortes productrices ont moins d'occasions d'être fécondées que les autres (SIMPSON, 1972).

Génétique

Dans leur étude citée plus haut, EVERETT *et al.* trouvent une corrélation génotypique entre la production et la fertilité de 2.148 vaches Holstein nées de 117 pères différents. La corrélation est de 0,69 entre production à 120 j et intervalle V-If alors que l'importance de la production laitière par elle-même n'intervient pas. C'est le facteur génétique qui agit à la fois sur la lactation et la fertilité. On peut ainsi expliquer la répétabilité et de la production laitière et de la fertilité.

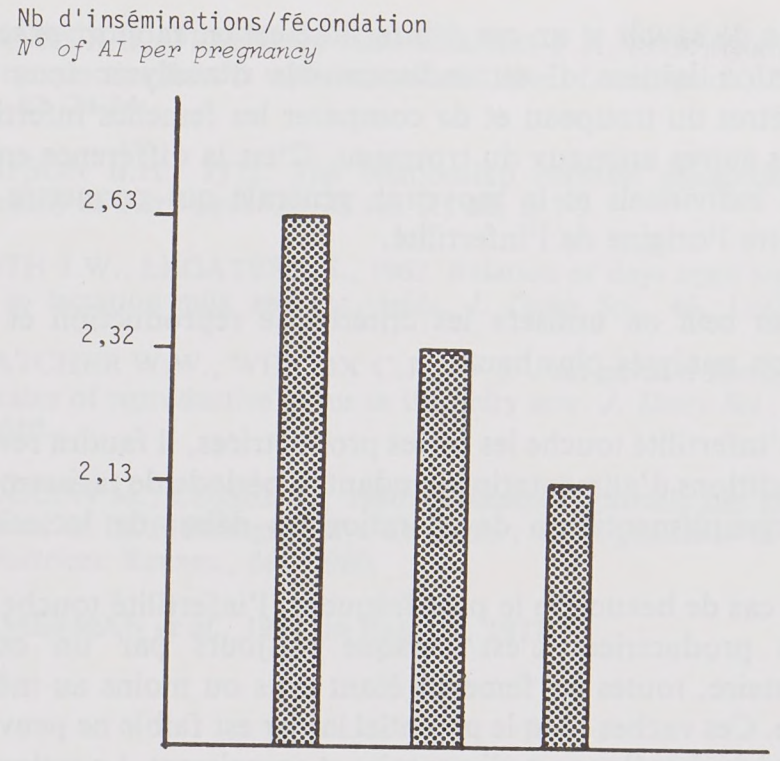


FIG. 5 : Précocité des chaleurs *post-partum* et fertilité
Post-partum *oestrus and fertility*

Il n'existe pas de relation directe production laitière - fertilité

Pour tous les cas signalés ci-dessus ce n'est pas la production laitière qui agit sur la fertilité mais d'autres facteurs, alimentation notamment, qui ont des répercussions sur l'une et sur l'autre. L'attitude du vétérinaire ou du technicien face à un problème d'infertilité dans un troupeau de vaches laitières devra être guidée par cette constatation.

TABLEAU 15

Relation entre la taille des troupeaux et l'infertilité

Relationship between herd size and infertility

Nb animaux/élevage *Herd size (n°)*	Type d'infertilité (en % des vaches) *Infertility types (in % of cows)*				
	Anoestrus	Suboestrus	Ov. différée *Del.ovulation*	Kystes ovariens *Cystic.ovaries*	Endométrite *Endometritis*
1 - 5	0,8	1,5	0,3	2,7	0,8
6 - 10	1,3	2,2	0,8	4,6	0,9
11 - 15	1,3	2,0	0,5	3,3	1,3
16 - 20	1,8	2,6	1,0	4,5	2,3
> 20	2,9	4,2	0,4	5,6	3,1
Signification	< 0,01	< 0,01	< 0,05	< 0,01	< 0,01

(ROINE et SALONIEMI, 1978)

Afin de savoir si un cas d'infertilité est en rapport avec la production laitière, il est indispensable d'analyser tous les paramètres du troupeau et de comparer les femelles infertiles avec les autres animaux du troupeau. C'est la différence entre les cas individuels et la moyenne générale qui permettra de connaitre l'origine de l'infertilité.

Pour celà on utilisera les critères de reproduction et de lactation analysés plus haut.

Si l'infertilité touche les fortes productrices, il faudra revoir les conditions d'alimentation pendant la période de tarissement et la complémentation de la ration en début de lactation.

Si, cas de beaucoup le plus fréquent, l'infertilité touche les faibles productrices c'est presque toujours par un excès alimentaire, toutes les femelles étant plus ou moins au même régime. Ces vaches dont le potentiel laitier est faible ne peuvent pas extérioriser l'apport alimentaire et engraissent. La ration de base notamment pendant le tarissement devra être révisée en baisse.

Conclusion

La production laitière et la fertilité dépendent de facteurs communs : génétique, alimentation, état sanitaire.

Les vaches hautes productrices ne sont pas plus infertiles que les autres. Cependant, elles sont beaucoup plus sensibles à toutes les agressions extérieures, à l'environnement. Le moindre écart par rapport aux normes d'hygiène se traduira immédiatement par une baisse légère de la lactation et de l'infertilité.

Il est donc tout à fait possible de faire reproduire régulièrement ces vaches hautes productrices à condition de respecter rigoureusement toutes leurs exigences.

Références bibliographiques

AMIR S., KALI J., VOLCANI R., 1968. Influence of growth rate on reproduction and lactation in dairy cattle. in Lodge G.A. et Lamming G.E. : *Growth and development of mammals,* 234-263.

AMIR S., KALI J., 1978. You can breed your heifers to calve at a younger age. Hoard's dairyman. in Troccon et Loisel, 1980.

ATTONATY J.m., GASTINEL P.L., ALLES J., THIBIER M., 1973. Conséquences économiques des troubles de la fécondité. Journée d'information ITEB-UNCEIA, Paris, 1973.

AYALON N., HARRARI H.H., LEWIS I., POSENER L.N., COHEN Y., 1971. Relation of the calving-to-Service Interval to fertility in dairy cows with different Reproductive Histories, Production levels and Management Practices. *Refu. Vet.,* **28**, 155-165.

BADINAND F., 1981. Involution utérine - in Constantin A. et Meissonnier E. : *L'utérus de la vache,* S.F.B. Alfort, 201-211.

BARR H.L., 1975. Influence of estrus detection on days open in dairy herds. *J. Dairy Sci.,* **58**, 248-266.

BOYD L.J., SHEATH D.M., OLDS D., 1954. Relation between the level of milk production and breeding efficiency in dairy cattle. *J. anim. Sci.,* **13**, 89-93.

BRUGERE J., BRUGERE H., 1980. Syndrôme de la vache grasse. *Rec. Méd. vét.,* **156**, 195-200.

CURRIE J., 1956. The influence of milk yield on fertility in dairy cattle. *J. Dairy Res.,* **23**, 3, 301-305.

EVERETT R.W., ARMSTRONG D.V., BOYD L.J., 1966. Genetic relationship between production and breeding efficiency. *J. Dairy Sci.,* **49**, 879-886.

FRANCOS G., RATTNER D., 1975. On the relation between milk production and fertility in Kibbutz dairy cattle herds. *J. Agric. Sci., Camb.,* **85**, 527-531.

FRANÇOIS G., 1972. *Influence sur la fécondité de la vache de l'intervalle part-fécondation.* Thèse doct. vét., Paris, Créteil.

GASCOIN A., LOISEL J., 1978. Analyse de la fertilité dans les troupeaux laitiers. EDE Loire Atlantique, p. 17.

HEWETT C.D., 1968. A survey of the incidence of the repeat breeder cow in Sweden with reference to herd size, season, age, and milk yield. *Br. vet. J.,* **124**, 342-352.

HEWETT C.D., 1971. A study of the possible effects of certain environmental factors on fertility and milk production of dairy cows in Sweden. *Nord. vet. Med.,* **23**, 65-85.

HORVATH M., 1967. Reproduction in high - producing cows. Magy. Allatorv. Lap., 1966, **21**, 307-309. in *Anim. Breed. Abst.* **35**, 241.

KONERMANN H., 1974. Problèmes de fertilité dans l'élevage des bovins. *Inf. Méd. vét.,* **1**, 33-59.

KOOPMAN J.J., WIJBENGA A., 1973. Vruchtbaarheid en melproduktie bij FH-koeien in Noord-Holland. *Tijdschr. Diergeneeskd.* **98**, 12.

LITTLE W., KAY R.M., 1979. The effects of rapid rearing and early calving on the subsequent performance of dairy heifers. *Anim. Prod.* **29**, 131-142.

LOISEL J., 1975. L'alimentation des génisses conditionne leur fertilité. L'élevage ; n° hors série : les jeunes, reproducteurs de demain , 81-88.

LOUCA A., LEGATES J.E., 1968. Production losses in dairy cattle due to days open. *J. Dairy Sci.,* **51**, 4, 573-583.

MARION G.B., NORWOOD J.S., GIER H.T., 1968. Uterus of the cow after parturition. Factors affecting regression. *Am. J. vet. Res.,* **29**, 71-75.

MORROW D.A., ROBERTS S.J., Mc ENTEE K., 1969. *Post-partum* ovarian activity and involution of the uterus and cervix in cattle. *Cornell. Vet.,* **59**, 173-210.

MORROW D.A., 1976. Fat cow syndrome. *J. Dairy Sci.,* **59**, 1625-1629.

OLDS D., SEATH D.M., 1953. Repeatability, heritability and the effect of level of milk production on the occurrence of first oestrus after calving dairy cattle. *J. anim. Sci.,* **12**, 10-20.

ORTAVANT R., COUROT M., FREBLING J., 1971. Etude des paramètres de fécondité des troupeaux bovins. *Bull. tech. Inf.,* **257**, 81-87.

PACCARD P., 1977. L'alimentation et ses répercussions sur la fécondité. in ITEB-UNCEIA : *Physiologie et pathologie de la reproduction.* Journées d'information nov. 1977, 124-135.

POLY J., VISSAC B., 1958. L'incidence des variations d'intervalles de vêlage sur la productivité de la vache laitière. *C.R. Acad. Agric.,* 598-606.

PHILIPSON J., 1976. Studies on calving difficulties. Still birth and associated factors in swedish cattle breeds. IV Relationships between calving performance, precalving measurements and size of pelvic opening in friesian heifers. *Acta. Agric. scand.,* **26**, 221-229.

REID J.T., LOOSLI R.F., TRIMBERGER G.W., TURK K.L., ASDELL S.A., SMITH S.E., 1964. Causes and prevention of reproductive failures in dairy cattle. IV. Effects of plane of nutrition during early life on growth reproduction, production, health and longevity of Holstein cows. A publication of the new-york state college of Agriculture. in EDE Bretagne-Pays de Loire, de la génisse à la vache productrice, Rennes. Déc. 1980.

REID I.M., ROBERTS C.J., MANSTON R., 1979. Fatty liver and infertility in high yielding dairy cows. *Vet. Rec.,* **104**, 75-76.

ROINE K., SALONIEMI H., 1978. Incidence of infertility in dairy cows. *Acta. Vet. Scand.,* **19**, 354-367.

SHANKS R.D., FREEMAN A.E. BERGER P.J., 1979. Relationship of reproductive factors with interval and rate of conception. *J. Dairy Sci.,* **62**, 74-84.

SIMPSON B.H., 1972. The relationship between production and infertility in dairy cows. *N. Z. vet. J.,* **20**, 1, 7-9.

SMITH J.W., LEGATES J.E., 1962. Relation of days open and days dry to lactation milk and fat yields. *J. Dairy Sci.,* **45**, 1192-1198.

THATCHER W.W., WILCOX C.J., 1973. *Post-partum* Estrus as an indicator of reproductive status in the dairy cow. *J. Dairy Sci.,* **56**, 5, 608-610.

TROCCON M., LOISEL J., 1980. Croissance optimale des génisses laitières. in EDE Bretagne-Pays de Loire ; de la génisse à la vache productrices. Rennes., déc. 1980.

ZIMMERMAN *et al.,* 1961. in Paccard, 1977.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 85-99

Particularités de la nutrition minérale

J.P. BOUCHET et L. GUEGUEN

INRA, Station de Recherches de Nutrition
Centre de Recherches zootechniques 78 350 Jouy-en-Josas

Résumé

Les recommandations d'apport en éléments minéraux majeurs, établies par la méthode factorielle pour les vaches laitières (INRA, 1978). doivent être sensiblement modifiées pour être adaptées aux besoins spécifiques de la vache haute productrice pendant la lactation.

Les changements proposés tiennent compte d'une légère augmentation dans le besoin net d'entretien pour le phosphore (de 25 à 30 mg/kg de poids vif/jour) et du maintien du coefficient d'absorption réelle du phosphore et du calcium, respectivement à 55 et 30 p.100, pour les productions laitières élevées. En l'absence de résultats obtenus sur la vache haute productrice à l'aide de méthodes radio-isotopiques, les valeurs moyennes adoptées ont été déduites par le calcul des nombreuses données de bilans apparents. Les recommandations pratiques tiennent compte d'une mobilisation des réserves osseuses pendant les trois premiers mois de lactation, et de leur reconstitution pendant le reste de la lactation (fig. 1).

Les besoins en magnésium, sodium, potassium et chlore ont également été déterminés et adaptés aux productions laitières élevées. Les recommandations d'apport en potassium établies à partir des contrôles de performances sont plus élevées que les besoins calculés par la méthode factorielle.

Dans le cas du calcium et du sodium, des apports supérieurs aux besoins de l'organisme peuvent avoir des effets bénéfiques sur l'utilisation des aliments et les performances. Nous avons étudié l'intérêt de l'emploi du carbonate de calcium, qui agit essentiellement au niveau intestinal, et du bicarbonate de sodium, qui agit surtout au niveau du rumen. Seules les craies de certaines origines et granulométries ont une action favorable, et il est recommandé de ne pas dépasser le taux d'incorporation au-delà duquel l'appétit n'est plus augmenté. Le bicarbonate de sodium combat efficacement les acidoses ruminales et métaboliques, et facilite le passage des vaches hautes productrices en début de lactation aux régimes riches en concentrés. Avec certains régimes, son emploi systématique améliore la production laitière et/ou le taux butyreux. L'emploi de doses élevées de magnésium, en tant que substance tampon, n'est pas recommandé.

Enfin, l'alimentation minérale des vaches hautes productrices pendant le tarissement ne pose aucun problème particulier, si ce n'est la prévention de la fièvre vitulaire.

Summary

Mineral nutrition peculiarities

The major mineral requirements in the diet established by the factorial method for dairy cows (INRA, 1978) should be markedly changed to adapt them to the special requirements of high producing lactating cows.

The proposed changes take into account a slight increase in the net maintenance requirement for phosphorus (increase from 25 to 30 mg/kg liveweight/day) and maintenance of the true absorption coefficients of phosphorus and calcium at 55 and 30 % respectively, in the case of high milk yield. Having no results obtained on high producing cows by radioisotopic methods, we determined the mean values adopted by calculating them from the numerous data of apparent balances. These practical recommendations take into account a mobilization of bone reserves for the first 3 months of lactation and the possibility of restoring them during the rest of lactation (fig. 1).

Magnesium, sodium, potassium and chloride requirements have also been determined and adapted to high milk yield. The recommendations for potassium supply defined by performance testing are higher than the requirements calculated by the factorial method.

In the case of calcium and sodium, supplies higher than the needs of the organism may have beneficial effects on dietary utilization and on performances. We have reviewed the addition of calcium carbonate, which acts particularly at the intestinal level, and of sodium bicarbonate which acts mainly at the level of the rumen. Only limestones of determined origin and granulometry have a favorable action, an it is recommended not to exceed the rate of incorporation beyond which appetite is no longer enhanced. Sodium bicarbonate is an effective treatment for ruminal and metabolic acidoses and facilitates the adaptation of high producing cows at the beginning of lactation to high-concentrate diets. With some diets, its systematic use improves milk yield and/or fat content. The use of high doses of magnesium as a buffer is not recommended.

Finally, the mineral feeding of high producing cows when they are drying-off poses no particular problem, apart from the prevention of milk fever.

Introduction

Les principes de base de la nutrition minérale de la vache laitière haute productrice et le mode de calcul de ses besoins minéraux ne diffèrent pas fondamentalement de ceux qui ont déjà été décrits en détail dans le cas de la vache laitière (GUEGUEN, 1978 ; INRA, 1978). Ces recommandations conviennent d'ailleurs dans leur ensemble pour les vaches hautes productrices (VHP) en période de repos mammaire. Par contre, elles sont inadaptées pour les VHP en lactation puisque, si l'on considère seulement les vaches à plus de 7 500 kg de lait par an, la production laitière journalière n'est jamais inférieure à 15 kg.

De plus, les recommandations pratiques doivent tenir compte des effets des sels minéraux sur l'ingestion et la digestion des rations et sur la santé des animaux, ainsi que des techniques de conduite alimentaire adoptées dans les élevages de vaches hautes productrices.

Pour chacun des éléments minéraux majeurs (Ca, P, Mg, K, Na, Cl) seront présentées successivement : l'estimation des besoins de la VHP par la méthode factorielle, les conclusions éventuelles déduites des résultats de bilans et de contrôle des performances, les recommandations établies en fonction des effets secondaires des sels minéraux sur l'appétit, la santé des animaux ou la digestion des rations, et enfin une synthèse voulant répondre aux préoccupations pratiques de l'éleveur de VHP.

Les besoins sont calculés et présentés en quantité d'élément minéral par vache et par jour, mais également en concentration dans la ration totale, sous plusieurs hypothèses de consommation. Il semble en effet que la quantité de matière sèche ingérée par la VHP est assez variable. Dans la plupart des essais elle est comprise entre 18 et 21 kg M.S. par jour, mais elle peut être beaucoup plus faible, notamment en début de lactation (ENGLISH *et al.*, 1983) . Il semble par contre que l'expression en concentration dans la ration totale des recommandations établies en fonction des effets secondaires des sels minéraux, soit la plus justifiée.

I. L'alimentation minérale de la vache haute productrice pendant la lactation

A. Le calcium

1. Estimation des besoins par la méthode factorielle

Pour estimer le besoin net d'entretien nous adoptons la même valeur qu'en 1978, à savoir 18 mg par kg de poids vif (16 mg pour les pertes endogènes fécales et 2 mg pour les pertes urinaires minimales), valeur récemment confirmée par YOON (1980) sur des VHP à plusieurs niveaux d'apport de Ca.

Pour le besoin net de lactation nous adoptons une valeur légèrement inférieure, soit 1,20 g de Ca par kg de lait au lieu de 1,25. Le lait de vache de race Holstein est en effet moins riche en calcium que celui des races traditionnelles, soit 1,08 $\pm$ 0,13 g par litre selon WEGNER et STULL (1978). Cependant, pour ne pas pénaliser les vaches ayant un lait un peu plus riche en Ca que la moyenne, ni les vaches en début de lactation (pendant les 6 à 8 premières semaines de lactation le lait est plus riche en calcium), la valeur de 1,20 g Ca/kg de lait nous semble préférable à des valeurs de 1,10 ou 1,15.

Le problème le plus important de l'estimation des besoins en calcium de la vache laitière et la principale source de controverses demeurent l'évaluation du CUDr. En effet, il est bien connu que, à production laitière égale, le CUDr du calcium diminue quand l'ingéré augmente et que, à ingéré calcique égal, il augmente quand la production laitière augmente (KEMP et GEURINK, 1978). Les mécanismes physiologiques de l'homéostasie du calcium comprennent, en plus de cette action sur le CUDr, une mobilisation plus ou moins intense des réserves osseuses de calcium (régulation de la résorption osseuse). Or, il semble qu'il existe chez la VHP un certain antagonisme entre la stimulation de la résorption osseuse et celle de l'absorption réelle du calcium : déjà RAMBERG *et al.* (1970) avaient observé que le CUDr, faible avant la mise bas (30 p.100), atteignait 39 p.100 pendant les deux premières semaines de lactation, puis descendait à 25 p.100 quand le déclenchement de la résorption osseuse permettait de couvrir les besoins calciques de lactation. Les bilans réalisés par ENDERS *et al.* (1982) et par CATHCART *et al.* (1983) montrent également qu'avec une production laitière

importante (28 kg de lait en 4ème semaine de lactation dans l'essai de ENDERS), une résorption osseuse importante (bilans nets très négatifs) est associée à une faible utilisation digestive du calcium ingéré. Par ailleurs, il est vraisemblable que pour reconstituer ses réserves osseuses dans la seconde partie de la lactation, la VHP doit recevoir des quantités de calcium un peu supérieures à ses besoins, ce qui ne peut que favoriser un bas niveau de l'absorption digestive réelle du calcium.

Pour toutes ces raisons, nous adoptons la valeur de 30 p.100 pour le CUDr de Ca, quelle que soit la production laitière. Cela explique l'augmentation linéaire des besoins, contrairement à nos recommandations de 1978 pour lesquelles nous supposions que le CUDr atteignait 35 p.100 au-dessus de 20 kg de lait par jour.

Très peu de travaux ont permis de mesurer le CUDr de Ca à l'aide de ^{45}Ca chez la vache laitière et encore moins chez la VHP. Pour adopter la valeur de 30 p.100 nous nous appuyons sur les résultats compris entre 25 et 44 p.100 obtenus par MANSTON (1967), RAMBERG *et al.*, (1970), MUDD (1970), Van't KLOOSTER (1976) et YOON (1980). Ce dernier auteur constate qu'à même stade de lactation, quand l'apport de Ca diminue, son CUDr augmente, mais pas suffisamment pour empêcher une nette diminution de la quantité de Ca réellement absorbée.

A défaut de résultats obtenus par des méthodes radioisotopiques, les très nombreuses données de bilans apparents permettent de vérifier que le CUDr calculé de Ca figure en général dans l'intervalle 25-40 p.100 chez la vache laitière (ARC, 1980 ; WARD *et al.*, 1972 ; KEMP et GEURINK, 1978). Ces derniers auteurs ont calculé le CUDa moyen de Ca pour cinq classes d'apport de Ca (de 31 à 130 g par jour) et trois classes de production laitière (21-15, 26-30 et plus de 30 kg par jour). En adoptant des valeurs moyennes pour chaque classe, on obtient une bonne relation (R^2 = 0,96) du type CUDA = a + bL + cI, entre le CUDa de Ca, la production laitière (L) et le calcium ingéré (I) qui permet de calculer que l'absorption réelle maximale de Ca est atteinte avec des CUDr variant de 33 à 42 p.100 pour des productions laitières de 20 à 35 kg par jour. Cette relation a été obtenue sur des vaches qui sont le plus souvent en bilan négatif de calcium, et donc dans des conditions tendant à stimuler l'absorption réelle de cet élément.

Les besoins alimentaires de calcium ainsi calculés (tabl. 1) sont établis de façon telle qu'il est inutile de tenir compte de la plus mauvaise disponibilité du calcium des légumineuses (WARD *et al.*, 1979 ; WARD et HARBERS, 1982), ou de l'interaction avec des apports élevés de phosphore (DE BOER *et al.*, 1981), de bicarbonate de sodium (HANS *et al.*, 1983) ou de l'excès des cations (sodium et potassium) par rapport aux anions (phosphates, chlorures et sulfates) (LOMBA *et al.*, 1978).

Ces recommandations sont, avec les recommandations soviétiques (ANNENKOV, 1981), les plus élevées. Elles préconisent jusqu'à 195 g de calcium par jour pour une vache de 600 kg, soit 45 g de plus que les normes allemandes (1971), 65 g de plus que les normes suédoises (1975) et américaines (NRC, 1978) et... 115 g de plus que les dernières valeurs britanniques (ARC, 1980). Nous avons déjà (GUEGUEN, 1982) contesté les faibles valeurs de l'ARC qui résultent de l'adoption d'un CUDr maximum (68 p.100) correspondant à la capacité maximale d'absorption intestinale d'un faible apport de calcium totalement absorbable, c'est-à-dire dans des conditions jamais réunies dans la pratique de l'alimentation. Les différences entre normes sont d'ailleurs atténuées quand on considère nos propositions pratiques qui permettent de tenir compte, en fonction du potentiel des animaux, d'une mobilisation osseuse en début de lactation.

2. *Confrontation aux résultats de bilans et de contrôle des performances*

Les mesures de bilan (I-F-L-U) réalisées ou compilées par WARD *et al.* (1972) ou les observations ponctuelles de MAGOMEDOV (1979), de DE BOER *et al.* (1981), ou de CATHCART *et al.* (1983) montrent qu'avec des apports de calcium voisins ou même supérieurs à nos recommandations, la probabilité d'obtenir un bilan négatif n'est pas du tout nulle. A l'inverse, ZETTERHOLM (1978) observe avec des apports légèrement inférieurs à nos recommandations, une légère augmentation de la minéralisation osseuse pendant les 4 premiers mois de lactation.

Il serait évidemment excessif de vouloir assurer systématiquement aux vaches laitières un bilan positif, car la mobilisation des réserves osseuses pendant la lactation est un phénomène normal, mais notre objectif est d'assurer sur l'ensemble de la lactation un bilan osseux à peu près nul, ce qui nous semble nécessaire pour, d'une part pouvoir jouer sur les apports de calcium pendant le tarissement pour prévenir la fièvre vitulaire, et d'autre part, permettre aux VHP d'accomplir un nombre de lactations aussi élevé que possible.

Des apports de calcium inférieurs à nos recommandations peuvent être sans conséquence sur une lactation, mais il manque d'essais à long terme qui vérifieraient qu'il en va de même sur deux ou trois lactations.

Des apports plus élevés de calcium semblent également n'avoir pas d'effet sur l'état des animaux, ou leurs performances, si l'on exclut les effets liés au pouvoir tampon du carbonate de calcium. Les régimes naturellement riches en calcium, parce qu'à base de légumineuses, de crucifères ou de pulpes de betteraves, ne posent pas de problèmes particuliers, et même avec eux un apport de carbonate de calcium est envisageable (KINCAID *et al.*, 1981). WARD *et al.* (1972) recommandent d'ailleurs avec ces régimes des apports supérieurs à nos recommandations.

Une forte ingestion de carbonate de calcium ne semble pas avoir d'effet sur le transit intestinal ou la consistance des fèces (FERREIRA *et al.*, 1979). L'utilisation digestive et métabolique des autres éléments minéraux (majeurs et oligo-éléments) ne semble pas perturbée (KINCAID, 1979 ; KINCAID *et al.*, 1981 ; CATHCART *et al.*, 1983). Seuls KRONFELD *et al.* (1982) estiment qu'une étude de la fonction hépatique des vaches recevant un régime riche en craie très réactive devrait être entreprise.

3. *Effets secondaires de l'apport de carbonate de calcium*

Plusieurs essais récents ont eu pour objet d'évaluer l'intérêt d'un apport élevé de carbonate de calcium aux VHP en

lactation, réalisé non pas dans le but de couvrir les besoins en calcium, mais d'améliorer la digestion de la ration. En effet, la VHP reçoit pendant sa lactation un régime riche en concentrés, dont la digestibilité n'est pas optimale. Un apport de $CaCO_3$ augmente le pH dans l'intestin, ce qui favorise l'activité de l'amylase pancréatique (pH optimal = 6,9) et augmente la digestion de l'amidon (WHEELER, 1977). Les relations entre pH fécal, teneur en amidon des fèces et digestibilité de l'amidon ingéré se retrouvent dans plusieurs essais, notamment ceux de WHEELER (1980), ROGERS *et al.* (1982a), SALEH *et al.* (1982), FERNANDEZ *et al.* (1982), mais l'augmentation du pH fécal provoquée par l'incorporation de $CaCO_3$ aux régimes riches en concentrés est variable : l'origine du carbonate de calcium et sa granulométrie, semblent plus déterminants encore que son taux d'incorporation, car il existe des différences importantes entre matières premières.

L'incorporation de $CaCO_3$ ne modifie ni les caractéristiques fermentaires dans le rumen (ROGERS *et al.,* 1982a ; DAVIS *et al.,* 1982), ni le pH urinaire (KRONFELD *et al.,* 1982), et ne semble donc agir qu'au niveau intestinal. Les effets de cette incorporation sur la digestibilité de la matière organique, de l'azote et des parois cellulaires sont variables (WHEELER, 1980 ; FERNANDEZ *et al.,* 1982 ; CATHCART *et al.,* 1983). ROGERS *et al.* (1982a) observent une tendance à la diminution de la teneur du lait en protéines, peut-être liée à un apport trop modéré de phosphore.

Les performances des VHP sont améliorées de façon sensible par l'incorporation de $CaCO_3$ aux régimes riches en concentrés (au moins 50 p.100), chaque fois que la consommation de matière sèche n'est pas affectée (WHEELER, 1977 ; KINCAID *et al.,* 1981 ; ERDMAN *et al.,* 1980a). L'augmentation de l'efficacité alimentaire entraînée par la craie peut parfois compenser une diminution de la consommation, et maintenir à peu près les performances (ROGERS *et al.,* 1982 a et b).

Lorsqu'on augmente le taux d'incorporation d'un même carbonate de calcium à un régime donné, on a d'abord une nette augmentation de l'appétit (phase A), puis on atteint un palier (phase B), et enfin l'appétit diminue (phase C). Des expériences réalisées jusqu'à présent (FERNANDEZ *et al.,* 1982 ; KINCAID *et al.,* 1981 ; ERDMAN *et al.,* 1980a ; ROGERS *et al.,* 1982 a et b), tout indique que l'origine de la craie et sa granulométrie déterminent son taux d'incorporation correspondant à chaque phase. La phase A peut se poursuivre jusqu'à un taux de 2,2 p.100, la phase B peut être comprise entre 1,0 et 2,7 p.100 et la phase C débuter avant 1,4 p.100 ou après 2,2 p.100. Le cas où la phase C a été atteinte très vite, correspond à une craie très réactive et très finement broyée.

4. *Synthèse pratique*

Il est possible d'appliquer telles quelles les recommandations du tableau 1, mais il est vraisemblable qu'ainsi, en début de lactation, une VHP mobilisant ses réserves osseuses recevra du calcium excédentaire qu'elle absorbera avec un rendement médiocre, et qu'au contraire, au moment de la reconstitution des réserves osseuses, elle valoriserait facilement des quantités de calcium supérieures aux recommandations du tableau 1.

TABLEAU 1

Besoins alimentaires en calcium de la vache laitière haute productrice

Dietary calcium requirements of high producing lactating cows

Lait *Milk* Kg/j *Kg/d*	g/j *g/d*	gCa/kg MS *gCa/kg DM* 15 kg*	17 kg*	19 kg*	21 kg*
15	95	6,4	5,6	-	-
20	115	7,7	6,8	6,1	-
25	135	9,1	8,0	7,2	6,5
30	155	10,4	9,2	8,2	7,4
35	175	11,7	10,4	9,3	8,4
40	195	13,1	11,5	10,3	9,3
45	215	-	12,7	11,4	10,3
50	235	-	-	12,4	11,2

* Matière sèche totale ingérée
Dry matter intake

Supposant que la courbe de lactation d'une VHP a la forme décrite sur la figure 1 (INRA, 1978) pour 2 exemples de production annuelle (8 000 et 10 000 kg) et admettant que la période de mobilisation intense des réserves osseuses, donc de bilan net négatif, s'étend sur 3 mois, et que la période de reconstitution de ces réserves correspond au reste de la lactation, nous avons calculé que la limitation de l'apport calcique au niveau recommandé pour la production au 3ème mois (L/250) se traduit par une mobilisation raisonnable du calcium osseux (respectivement 350 g et 400 g sur les 3 mois pour des vaches à 8 000 et 10 000 kg de lait sur une lactation de 305 jours), et qu'un apport ultérieur légèrement supérieur aux recommandations du tableau 1 suffit à reconstituer les réserves osseuses :

$$Y_2 = Y_1 + 0{,}6\left(\frac{L}{250} - X\right)$$

où Y_2 est l'apport de calcium nécessaire à la reconstitution des réserves ;
Y_1 est l'apport de calcium recommandé au tableau 1 ;
L est la quantité totale de lait produite pendant 305 jours ;
X est la production laitière correspondant aux apports Y_1 et Y_2.

Ces apports recommandés sont représentés sur la figure 1 pour 2 niveaux de production annuelle. Ils permettent de limiter les apports à moins de 200 g de Ca par jour au pic de lactation pour les plus fortes productrices.

Dans la pratique, nous recommandons aux éleveurs qui distribuent *ad libitum* une ration complète mélangée aux VHP regroupées en lots selon leur niveau de production, de ne considérer que les recommandations du tableau 1, en prenant en compte la production laitière et la consommation moyennes du lot. Lorsque la quantité d'aliment concentré est rationnée vache par vache, nous recommandons de considérer plutôt la figure 1, autrement dit de limiter à environ 10 g Ca par kg la teneur en calcium de l'aliment concentré, et de complémenter plutôt la ration de base.

Il se peut que l'incorporation de carbonate de calcium à des taux supérieurs à ceux déduits de l'application de ces recommandations, donne des résultats intéressants sur les performances des VHP, sous réserve que la consommation de la ration ne soit pas diminuée. Le type de carbonate de calcium utilisé jouant un rôle déterminant, seul l'éleveur peut observer quelle limite il convient de ne pas dépasser dans l'apport de calcium, pour éviter ces diminutions possibles des consommations.

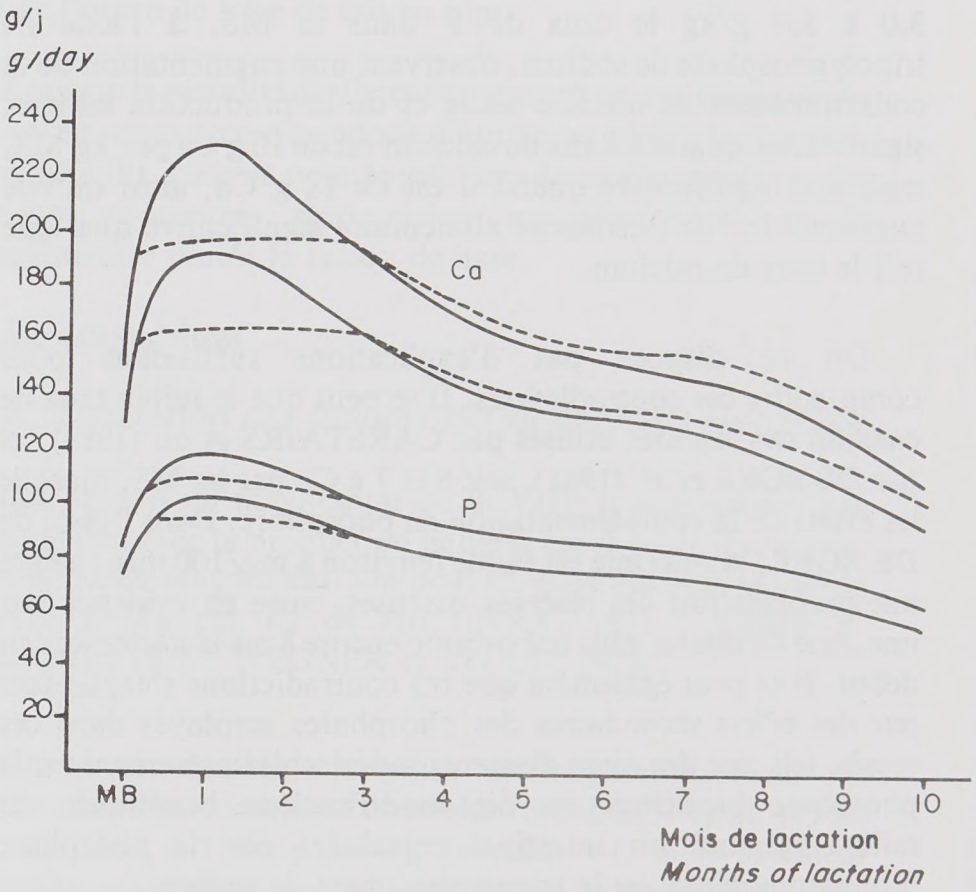


FIG. 1 : Apports théoriques de Ca et P recommandés pour la vache haute productrice sans (——) ou avec (.....) variation des réserves osseuses pour deux niveaux de production annuelle (8 000 et 10 000 kg)

Theoretical dietary allowances of Ca and P for high producing lactating cows with (.....) or without (——) variation of bone minerals at two levels (8 000 and 10 000 kg during 305 days) of milk production.

B. Le phosphore

1. Estimation des besoins par la méthode factorielle

La principale difficulté de l'estimation des besoins en P de la VHP réside dans le choix de valeurs minimales satisfaisantes pour le besoin net d'entretien. En effet, ni la teneur en P du lait, ni le CUDr de P ingéré ne sont l'objet d'évaluations divergentes.

Nous adoptons une teneur moyenne de 0,95 g de P par kg de lait, légèrement supérieure à la teneur moyenne des laits de laiterie dans notre pays (MATHIEU *et al.,* 1977). Cette légère surévaluation permet de ne pas pénaliser les vaches en début de lactation (GUEGUEN et JOURNET, 1961 ; SEIDEL *et al.,* 1982) ni les vaches en première lactation (FORAR *et al.,* 1982) dont le lait est plus riche en P.

Bien que très peu de mesures du CUDr de P à l'aide de ^{32}P aient été faites chez la vache laitière, il existe un bon accord sur la valeur moyenne à adopter pour le calcul des besoins. A partir des résultats obtenus chez les bovins en croissance et chez les ovins, on peut en effet estimer à 55 p.100 le CUDr moyen de P, quel que soit le niveau de production laitière, bien que certains auteurs aient obtenu (SYMONDS *et al.,* 1966) ou adopté (WARD *et al.,* 1972) des valeurs plus faibles. Dans nos recommandations pour la vache laitière (INRA, 1978) nous supposions une augmentation du CUDr à 60 p.100 au-dessus de 20 kg de lait par jour.

L'estimation du besoin minimum d'entretien est beaucoup plus complexe car, si l'accord est bon sur les faibles pertes urinaires inévitables de P (environ 2 mg par kg de poids vif et par jour), de profonds désaccords subsistent sur les pertes fécales endogènes minimales. L'excrétion fécale endogène de P chez les ruminants correspond principalement au phosphore salivaire non réabsorbé. La salive constitue le moyen privilégié d'élimination de l'excès de P absorbé et sa teneur en P est variable et contrôlée par l'hormone parathyroïdienne (TOMAS, 1974). L'excrétion fécale endogène de P dépend aussi du volume salivaire qui augmente avec les quantités de matière sèche et de fibres ingérées. L'excrétion urinaire de P demeure très faible jusqu'à la saturation de la voie salivaire, mais peut alors devenir importante.

Comme la perte fécale endogène de P augmente aussi avec la quantité de P ingérée, la principale difficulté est de déterminer la perte minimale correspondant à un état physiologique ''normal'', c'est-à-dire compatible avec un équilibre entre entrées et sorties de P de l'organisme. Ce problème a déjà été exposé en détail (GUEGUEN, 1982 ; GUEGUEN et DURAND, 1983), notamment pour expliquer pourquoi nous n'acceptons pas la très faible valeur récemment adoptée par l'ARC (1980), qui est deux fois plus faible que la valeur de 23 mg de P par kg de poids vif et par jour que nous avons adoptée pour les bovins dans des conditions physiologiques et alimentaires normales. Chez la vache en lactation, SYMONDS *et al.* (1966) trouvent une perte fécale endogène de 24 mg/kg de poids vif/jour, ce qui correspond certainement au minimum indispensable puisque l'absorption apparente est négative.

Dans le cas particulier de la VHP, il convient aussi de tenir compte des variations de la mobilisation des réserves osseuses pour estimer le besoin minimum d'entretien. En effet, le maintien des teneurs en P des tissus non osseux et des sécrétions digestives peut être assuré aux dépens de l'os en période de bilan négatif quand la résorption osseuse l'emporte sur l'accrétion.

A défaut de résultats obtenus avec ^{32}P sur VHP, il est possible d'évaluer la perte fécale endogène de P à partir des nombreuses données de bilans apparents en se basant sur un CUDr moyen de 55 p.100, c'est-à-dire avec une démarche inverse de celle utilisée pour Ca. Les résultats compilés par KEMP et GEURINK (1978) pour cinq classes d'apport de P (de 31 à 130 g) et trois classes de production laitière permettent de calculer une bonne relation (R^2 = 0,90) du type CUDa = a + bl + cI entre le CUDa, la production laitière (L) et le phosphore ingéré (I). Cette relation montre que pour un apport de P donné le CUDa augmente avec la production laitière et que, pour une production laitière donnée, le CUDa diminue quand l'apport de P augmente. En supposant un CUDr moyen de 55 p.100, on peut déduire une expression des pertes fécales endogènes en fonction de P ingéré et de la production laitière et

calculer la perte endogène minimale qui correspond à l'équilibre, c'est-à-dire à une rétention nulle. Cette valeur moyenne est de 25 mg par kg et par jour et est probablement sous-évaluée puisque 90 p.100 des données obtenues correspondent à un bilan calcique négatif nécessitant une mobilisation des réserves osseuses.

A partir des bilans moyens de Ca et P mesurés par WARD *et al.* (1972) et des résultats ponctuels de MAGOMEDOV (1979, 1980) et de CATHCART *et al.* (1983), une tentative d'évaluation de la variation de la rétention de P dans les tissus mous et les contenus digestifs, a été faite en considérant que le CUDr de P est de 55 p.100, et que toute variation du bilan de calcium, interprétée comme une mobilisation ou une reconstitution des réserves osseuses, entraîne une variation de même sens et 2,2 fois plus faible du flux du P entrant ou quittant l'os. Pour que cette rétention soit positive ou nulle il faut que la perte fécale endogène de P soit au minimum de 17 g par jour, soit environ 28 mg par kg et par jour. Nous adoptons cette valeur minimale dans le cas de la VHP ce qui conduit, en y ajoutant 2 mg de perte urinaire, à un besoin net d'entretien de 30 mg de P par kg de poids vif et par jour.

Les besoins alimentaires ainsi évalués sont indiqués dans le tableau 2. En cas de mobilisation osseuse intense, des apports sensiblement inférieurs suffisent au maintien de la teneur en P des tissus mous, tandis que, en période de reconstitution des réserves osseuses, des apports légèrement supérieurs pourraient être recommandés.

TABLEAU 2

Besoins alimentaire en phosphore de la vache laitière haute productrice

Dietary phosphorus requirements of high producing lactating cows

Lait *Milk* Kg/j *Kg/d*	g/j *g/d*	gP/kg MS *gP/kg DM* 15 kg*	17 kg*	19 kg*	21 kg*
15	59	3,9	3,5	-	-
20	67	4,5	3,9	3,5	-
25	76	5,1	4,5	4,0	3,6
30	85	5,7	5,0	4,5	4,0
35	93	6,2	5,5	4,9	4,4
40	102	6,8	6,0	5,4	4,8
45	110	-	6,5	5,8	5,2
50	119	-	-	6,3	5,7

* Matière sèche totale ingérée
Dry matter intake

2. *Confrontation aux résultats de bilans et de contrôle des performances*

L'augmentation de la concentration en phosphore des régimes des VHP a des répercussions variables sur leurs performances. Ainsi CARSTAIRS *et al.* (1981) observent une diminution significative de la production laitière (de 23,4 à 21,7 kg) quand ils augmentent avec du phosphate bicalcique la concentration en P du régime de 4,0 à 5,0 g de P par kg MS, mais aucun effet sur la teneur du lait en matière grasse ou en protéines. DE BOER *et al.* (1981) comparent, avec du phosphate monoammonique, trois niveaux d'apport de phosphore (3,4 - 5,4 et 6,9 g P par kg MS) : ni la consommation de MS (de 20,2 à 21,7 kg par jour), ni la production laitière (de 27,2 à 28,0 kg par jour), ni le taux butyreux ne sont significativement différents, mais la teneur en protéines du lait est améliorée par les apports élevés de P (3,15 - 3,26 et 3,37 p.100). Enfin, KINCAID *et al.* (1981) en augmentant de 3,0 à 5,4 g/kg le taux de P dans la MS, à l'aide de tripolyphosphate de sodium, observent une augmentation de la consommation de matière sèche et de la production laitière, significative quand le taux de calcium est de 10 g Ca par kg MS, mais non significative quand il est de 18 g Ca, ainsi qu'une augmentation de l'efficacité alimentaire significative quel que soit le taux de calcium.

On ne dispose pas d'explications suffisantes pour comprendre ces contradictions. Il se peut que le faible taux de calcium des régimes utilisés par CARSTAIRS *et al.* (1981) et par DE BOER *et al.* (1981), soit 6 et 7 g Ca par kg MS, masque les effets de la complémentation en phosphore. Dans l'essai de DE BOER, la calcémie est faible (environ 8 mg/100 ml), malgré une mobilisation des réserves osseuses, mise en évidence par une série de bilans, plus importante encore à mi-lactation qu'au début. Il se peut également que ces contradictions s'expliquent par des effets secondaires des phosphates employés dans ces essais, tels que des oligo-éléments indésirables présents dans le phosphate bicalcique ou des modifications bénéfiques du milieu ruminal ou intestinal entraînées par le phosphate monoammonique ou le tripolyphosphate de sodium.

Les apports de phosphore aux VHP ne semblent pas avoir d'effet sur leur état physiologique. Contrairement à ce qui est parfois affirmé, le taux alimentaire de P n'a pas une influence marquée sur les résultats de la reproduction (DE BOER *et al.*, 1981 ; CARSTAIRS *et al.*, 1980 ; HURLEY *et al.*, 1982). LACHMANN (1980) attire l'attention sur les risques de paralysie d'origine hypophosphorée de la vache laitière. Cette maladie, qui ne doit pas être confondue avec la fièvre vitulaire, intervient en général au cours des deux premiers mois de lactation. Elle se caractérise par une calcémie inférieure à la normale (8,2 mg Ca/100 ml en moyenne chez les vaches atteintes) et une hypophosphorémie marquée (2,0 mg P inorganique/100 ml, entre 0,9 et 4,0). L'apport de phosphore et de vitamine D serait un traitement efficace (LACHMANN, 1980 ; SEIDEL *et al.*, 1982).

3. *Synthèse pratique*

La prise en compte éventuelle de la mobilisation des réserves osseuses à certaines périodes, et de leur reconstitution à d'autres, a moins de répercussions que pour le calcium, du fait de la moindre teneur de l'os en phosphore et de la meilleure digestibilité réelle de cet élément : une modification de 20 g Ca par jour des recommandations de calcium, pour tenir compte de la mobilisation osseuse, entraîne une modification de seulement 5 g P par jour des recommandations de phosphore.

Si l'apport calcique a été limité au niveau recommandé pour la production à 90 jours, on peut diminuer légèrement les recommandations en phosphore du tableau 2 pendant ces trois

premiers mois de la lactation (fig. 1). L'équation correspondante, reprenant les mêmes notations que pour le calcium, est :

$$Y_2 = Y_1 - 0{,}5\,(X - \frac{L}{250})$$

Dans la pratique, nous recommandons aux éleveurs qui distribuent *ad libitum* une ration complète mélangée à des VHP regroupées en lots d'évaluer les besoins en phosphore en prenant en compte la consommation moyenne du lot, et une production laitière légèrement supérieure à la moyenne du lot, soit de l'ordre de 5 kg de lait en plus.

Lorsque la quantité d'aliment concentré est rationnée vache par vache, nous recommandons d'appliquer plutôt la figure 1, autrement dit, comme pour le calcium, de ne pas employer des aliments concentrés trop riches en phosphore, et de complémenter plutôt la ration de base.

C. Le magnésium

1. Estimation des besoins par la méthode factorielle

Les besoins en magnésium de la VHP n'augmentent que modérément avec la production laitière, car le lait a une teneur assez faible en magnésium. On peut en effet adopter la valeur de 0,12 g Mg par kg de lait (INRA, 1978 ; KEMP et GEURINK, 1978 ; WEGNER et STULL, 1978).

Les pertes fécales endogènes de magnésium sont très faibles, dans les conditions normales. SIMESEN *et al.* (1962) les estimaient à 1,5 mg par kg de poids vif, mais la valeur généralement adoptée est de 3,0 mg par kg de poids vif (INRA, 1978). Il convient de prévoir, en plus de cette perte endogène fécale, une excrétion urinaire minimale : KEMP et GEURINK (1978) estiment en effet qu'il faut une excrétion urinaire minimale de 2,5 g de magnésium par vache et par jour, pour que le bilan en magnésium soit équilibré, et la magnésémie normale. Nous adoptons également cette valeur.

L'évaluation du CUDr du magnésium dans le calcul des besoins est plus délicate, car la réunion d'un certain nombre de conditions peut entraîner des valeurs très faibles de ce coefficient, et vraisemblablement une augmentation des pertes fécales endogènes, la quantité de magnésium présente dans les fèces pouvant dépasser nettement dans certaines conditions la quantité ingérée (MAGOMEDOV, 1980 ; KAWAGOE et KAYAMA, 1981).

On sait aujourd'hui que ces faibles valeurs du CUDr du magnésium figurent parmi les causes de la tétanie d'herbage, et l'on connaît les principaux facteurs favorisant ces diminutions du CUDr (MARTENS et RAYSSIGUIER, 1979). Un rapport K/Na supérieur à 1 dans le rumen, ainsi que des concentrations fortes en ammoniac ou un pH élevé diminuent l'absorption du magnésium dans les pré-estomacs du ruminant. Ces conditions sont rarement réunies dans l'alimentation de la VHP, sauf si elle est au pâturage.

Dans les conditions courantes d'alimentation de la VHP, l'apport de bicarbonate de sodium aux régimes riches en concentrés à la réputation de diminuer la digestibilité du magnésium, par une augmentation excessive du pH du rumen. Les observations de ERDMAN *et al.* (1980b et 1982a), et de FISHER et MacKAY (1983) montrent qu'effectivement l'apport de bicarbonate de sodium tend à diminuer légèrement la magnésémie, mais que cet effet a peu de signification pratique.

Un autre facteur important est la disponibilité du magnésium du complément minéral utilisé. WILSON et RITCHIE (1981), confirmant les travaux de JESSE *et al.* (1981), montrent qu'une magnésie de bonne qualité alimentaire doit avoir été calcinée à une température suffisante (au moins 800°C), être produite sous forme de poudre, et broyée finement.

En définitive, nous adoptons la valeur de 25 p.100 pour le CUDr du magnésium, ce qui permet de calculer les besoins figurant au tableau 3. Ces recommandations conviennent pour les régimes du type fourrages-concentrés, mais il est préférable d'apporter des quantités plus importantes de magnésium si le troupeau est conduit au pâturage intensif : des valeurs indicatives figurent au tableau 3, calculées avec un CUDr de 18 p.100 seulement.

2. Confrontation aux résultats de bilans et de contrôle des performances

On ne dispose pas d'assez de résultats de bilans classiques pour vérifier que les apports recommandés au tableau 3 permettent bien, dans les conditions d'alimentation de la VHP, d'assurer l'équilibre alimentaire. Tout juste peut-on noter qu'avec des apports légèrement supérieurs aux nôtres DE BOER *et al.* (1981) obtiennent 5 fois sur 6 un bilan légèrement positif, et que MAGOMEDOV (1980), avec des apports légèrement inférieurs, obtient des bilans négatifs.

L'addition de magnésium à des taux très supérieurs aux valeurs du tableau 3, a parfois été préconisée dans des situations ne prédisposant nullement à l'apparition d'hypomagnésémies ou de crises de tétanie magnéso-dépendantes. La justification de cette pratique repose sur l'observation que certains sels de magnésium, le carbonate et l'oxyde ou magnésie, ont un pouvoir tampon actif à la fois au niveau du rumen et de l'intestin. Il existe des différences considérables entre matières premières de diverses origines et de diverses granulométries, les formes les plus fines étant les plus efficaces (JESSE *et al.*, 1981 ; SCHAEFER *et al.*, 1982). Il est possible qu'indépendamment de cet effet tampon, le magnésium influence directement la digestion, notamment au niveau du rumen, ainsi que le métabolisme lipidique de la vache laitière (JESSE *et al.*, 1981; WILSON, 1980). L'effet le plus attendu d'un fort apport de magnésie est une stimulation de la synthèse des lipides du lait, et donc une élévation du taux butyreux.

Des essais récents ont été réalisés pour apprécier, dans des conditions proches de la pratique, l'intérêt d'un apport élevé d'oxyde de magnésium associé à du bicarbonate de sodium (ENGLISH *et al.*, 1983 ; FISHER et MacKAY, 1983 ; ERDMAN *et al.*, 1980b et 1982a ; TEH *et al.*, 1982), ces trois derniers travaux étudiant également l'effet de l'oxyde de magnésium apporté sans bicarbonate de sodium. Parmi ces cinq essais, seul celui rapporté par ERDMAN *et al.* (1982a) montre une amélioration significative du taux butyreux et de la production laitière corrigée pour la matière grasse pendant les trois premiers mois de lactation. Cependant, cet effet pourrait être dû à une diminution plus importante du poids vif pendant

les 3 premiers mois de lactation puisque, dans les mêmes conditions (ERDMAN *et al.,* 1980b) l'apport de magnésie n'a pas d'effet sur la production laitière ou sur le taux butyreux. Dans les trois autres essais, avec un taux de concentré dans le régime inférieur (41 p.100 ou 50 p.100) à celui employé par ERDMAN, l'apport de magnésie ne se traduit jamais par des augmentations significatives du taux butyreux, de la production laitière, corrigée ou non pour la matière grasse, ou de l'appétit.

TABLEAU 3

Besoins alimentaires en magnésium de la vache laitière haute productrice

Dietary magnesium requirements of high producing lactating cows

Lait *Milk* Kg/j *Kg/d*	g/j *g/d*	gMg/kg MS *gMg/kg DM* 15 kg*	17 kg*	19 kg*	21 kg*	Pâturage intensif *Intensive grazing* g/j - *g/d*
15	24	1,6	1,4	-	-	34
20	27	1,8	1,6	1,4	-	37
25	29	1,9	1,7	1,5	1,4	41
30	32	2,1	1,9	1,7	1,5	44
35	34	2,3	2,0	1,8	1,6	47
40	36	2,4	2,1	1,9	1,7	51
45	39	-	2,3	2,0	1,8	54
50	41	-	-	2,2	2,0	57

* Matière sèche totale ingérée
Dry matter intake

L'apport de magnésie a d'autres effets : la magnésémie est augmentée, ainsi que le pH fécal mais ERDMAN *et al.,* (1982a) n'observent pas d'amélioration de la digestion de l'amidon , mais la consistance des fèces est diminuée. A trop fortes doses, le magnésium peut devenir toxique, et se traduire par des diarrhées, des baisses de l'appétit, de la léthargie et des troubles de la locomotion. Le NRC (1980) estime que les bovins peuvent ingérer sans problème jusqu'à 5,0 g de Mg par kg MS, mais qu'il ne faut pas dépasser le taux de 8,0 g par kg MS. Des apports trop élevés de magnésium peuvent également perturber les fermentations microbiennes dans le rumen (WILSON, 1980), des effets toxiques de l'addition de magnésium ayant été notés à des niveaux assez bas de concentration (50-150 mg/l) de magnésium dans le jus de rumen (DURAND et KAWASHIMA, 1979).

3. Synthèse pratique

En définitive, nous estimons que l'apport d'un complément de magnésium aux VHP doit avoir pour seul objectif de couvrir les besoins en magnésium des animaux, tels qu'ils sont indiqués au tableau 3. Le pouvoir tampon de certains sels de magnésium est indiscutable, mais l'intérêt de forts apports de magnésie semble limité. Il semble préférable, quand on veut augmenter le pH fécal, de recourir à un carbonate de calcium suffisamment réactif plutôt qu'à de la magnésie, cette dernière étant à la fois plus chère et moins inoffensive.

L'apport de magnésium à de fortes doses est un des moyens dont dispose l'éleveur pour prévenir la tétanie d'herbage : il ne doit pas être le seul à être mis en œuvre.

D. Le potassium, le sodium et le chlore

1. Estimation des besoins par la méthode factorielle

La détermination des besoins en potassium sodium et chlore est assez délicate, car pour ces trois éléments minéraux le ruminant dispose de mécanismes physiologiques très efficaces lui permettant de s'adapter à des apports très faibles comme à des apports élevés. Le lait est cependant suffisamment riche en ces trois éléments, pour que les fortes productions laitières aient des répercussions sur les recommandations d'apport.

Les paramètres adoptés ici pour l'évaluation des besoins par la méthode factorielle ont été choisis avec le souci de ne pénaliser aucun animal, mais pour chacun de ces trois éléments, indépendamment des deux autres : la méthode factorielle ne permet pas de tenir compte des relations pouvant exister entre eux.

Le besoin net d'entretien d'une vache haute productrice est estimé à 50 mg K, 10 mg Na et 25 mg C1 par kg poids vif, et le CUDr de ces trois éléments à 90 p.100 (INRA, 1978). Il est certain qu'avec un apport très faible, une vache laitière peut avoir un besoin net d'entretien plus faible, et un CUDr plus élevé encore que ces valeurs.

L'on dispose de nombreuses mesures des teneurs en potassium, sodium et chlore du lait des vaches hautes ou moyennes productrices (COPPOCK *et al.,* 1979 ; DENNIS *et al.,* 1976 ; DENNIS et HEMKEN, 1978 ; GUEGUEN, 1971 ; KEMP et GEURINK, 1978 ; MUSSENDEN *et al.,* 1977 ; SAFWATE *et al.,* 1981 ; WEGNER et STULL, 1978). Pour le calcul des besoins, nous adoptons les valeurs de 2,0 g K, 0,6 g Na et 1,3 g Cl par kg de lait, qui sont supérieures aux teneurs moyennes du lait calculées sur l'ensemble d'une lactation, mais correspondent à des valeurs normales observées dans certaines conditions, notamment en début de lactation, sans atteindre, par exemple, les valeurs plus fortes observées en cas de mammite (0,9 g Na et 1,6 g Cl par kg de lait).

Les besoins, ainsi calculés, figurent au tableau 4.

2. Comparaison aux résultats de contrôle des performances

Plusieurs essais récents comparent différents niveaux d'apport de sodium et de potassium aux vaches laitières, dans le but d'évaluer les besoins en potassium, et éventuellement le rapport K/Na optimal.

Il semble bien démontré que des apports de potassium supérieurs aux valeurs du tableau 4 améliorent les performances des vaches laitières, particulièrement en début de lactation (DENNIS *et al.,* 1976 ; DENNIS et HEMKEN, 1978 ; ERDMAN *et al.,* 1980a) : les améliorations dues à une complémentation portent sur l'appétit, la production laitière et les variations de poids vif. D'après ces essais, un taux de 10 g de potassium par kg MS dans le régime peut être recommandé : le potassium complémentaire, apporté sous forme de chlorure, est mélangé à la ration complète. L'exposition des animaux à

des chaleurs excessives peut multiplier par cinq la sécrétion cutanée de potassium (MALLONEE *et al.,* 1982a), et modifier le métabolisme de cet élément : dans de telles conditions, une teneur en potassium de 12 g/kg MS améliore significativement la consommation de matière sèche et la production laitière (SCHNEIDER *et al.,* 1982).

Existe-t-il un rapport K/Na optimal dans le régime ? Seuls les essais pour lesquels les apports de sodium et de potassium sont supérieurs ou égaux aux valeurs du tableau 4, peuvent être considérés : à 8 g K par kg MS, 3,1 g Na par kg MS donnent de meilleurs résultats que 5,2 g (ERDMAN *et al.,* 1980a), à 10 g K par kg MS, il n'y a pas de différence entre 3,8 et 6,7 g Na, par kg MS, et à 15 g K par kg MS, 6,7 g Na par kg MS est préférable à 3,8 g Na par kg MS (MALLONEE *et al.,* 1982b).

D'autres essais sont nécessaires pour vérifier qu'il existe bien un rapport K/Na optimal, compris entre 1,5 et 3,0, pour des apports relativement faibles de potassium (inférieurs à 15 ou 20 g par kg MS du régime).

3. *Effets secondaires des sels de sodium*

De nombreux essais portent sur les effets de l'adjonction des sels de sodium (chlorure et surtout bicarbonate) aux rations des vaches laitières. La grande variabilité des résultats s'explique par la mutiplicité et la complexité des phénomènes en jeu.

a) Les mécanismes physiologiques

L'incorporation de sels de sodium à un aliment peut en modifier *l'appétibilité,* car les bovins sont sensibles aux saveurs salée et acide. Ainsi, un aliment *très* pauvre ou *très* riche en sodium sera moins apprécié qu'un aliment à teneur moyenne en sodium. De même, il semble que l'incorporation de bicarbonate de sodium à un ensilage *très* acide, juste avant sa distribution aux animaux, tende à en augmenter la consommation, à cause de l'augmentation de son pH (McLEOD *et al.,* 1970).

L'ingestion de sels de sodium a tendance à augmenter la *pression osmotique* dans le rumen et le compartiment liquidien extracellulaire : au-delà d'une certaine osmolarité, les animaux sont en état de satiété. Le comportement alimentaire, ainsi que la quantité totale de matière sèche consommée par jour peuvent donc être modifiés par ce biais. Cependant, l'osmolarité du rumen est une variable complexe, qui dépend à la fois de la quantité totale de substances dissoutes (sels solubles des aliments et de la salive, et produits de la fermentation), et du volume dans lequel ces substances sont dissoutes, qui dépend lui-même du volume du rumen et du taux de dilution (ou vitesse de renouvellement de la phase liquide du rumen si le bilan des échanges d'eau à travers l'épithélium ruminal est nul).

Le *taux de dilution* est lui-même influencé par l'apport de sels de sodium, sans doute à cause d'une augmentation du volume de l'eau bue par les animaux, observée avec le chlorure (ROGERS *et al.,* 1982a) comme avec le bicarbonate de sodium (MURPHY *et al.,* 1983). Cependant, le taux de dilution dépend surtout du volume des sécrétions salivaires, du volume du rumen, et dans une moindre mesure des échanges d'eau à travers l'épithélium ruminal, et donc est influencé par bien d'autres facteurs que l'apport de sels de sodium (notamment la ''fibrosité'' de la ration). Une augmentation du taux de dilution a tendance à empêcher la diminution du rapport acétate/propionate souvent entraînée par les régimes très concentrés, et par suite, à maintenir le taux butyreux du lait dans un intervalle proche de la normale.

Le bicarbonate de sodium a un *pouvoir tampon* important, qui tend à maintenir le *pH du rumen* dans des valeurs légèrement alcalines. L'apport de bicarbonate de sodium se traduit souvent, mais pas toujours, par une augmentation du pH du rumen. Si la production d'acides gras volatils est stimulée, et le taux de dilution peu augmenté, l'apport de bicarbonate de sodium peut même entraîner une diminution du pH du rumen. Il est certain que le bicarbonate de sodium, apporté en quantité suffisante, supprime les risques d'acidose entraînés par l'emploi de régimes très concentrés ou par le passage brutal à un régime concentré, c'est-à-dire dans tous les cas où la salive, riche en bicarbonate de sodium, est sécrétée en quantité insuffisante pour empêcher que les fermentations dans le rumen n'entraînent une acidité excessive du milieu.

Enfin, le bicarbonate de sodium intervient au niveau de *l'équilibre acido-basique de l'animal* lui-même. KRONFELD *et al.* (1981) ont ainsi observé une augmentation du pH sanguin et de la teneur du sang en bicarbonate. Le bicarbonate de sodium combat donc efficacement les acidoses métaboliques, et les risques d'alcalose métabolique semblent limités, car les vaches laitières s'adaptent rapidement à un fort apport de bicarbonate de sodium en excrétant une urine plus alcaline (pH = 8,0), plus riche en sodium et moins riche en autres cations (KRONFELD *et al.,* 1981 et 1982). Cependant, il est possible que durant les tout premiers jours de distribution, cette modification de l'équilibre acido-basique puisse être responsable de chutes de l'appétit et de la production laitière.

b) Les effets du bicarbonate de sodium sur l'appétit, la digestion et la production laitière

L'incorporation de bicarbonate de sodium aux rations complètes mélangées n'augmente pas systématiquement l'ingestion totale de matière sèche (CHASE *et al.,* 1981 ; ERDMAN *et al.,* 1982a ; KILMER *et al.,* 1980 et 1981 ; ROGERS *et al.,* 1982a et b ; SNYDER *et al.,* 1982 ; TEH *et al.,* 1982), ceci avec des taux de concentrés compris entre 40 et 75 p.100. Il semble inutile d'aller au-delà de taux compris entre 0,7 et 1,0 p.100 de bicarbonate dans le régime, pour améliorer l'appétit des vaches. Le bicarbonate de sodium semble surtout intéressant lorsque, à la mise-bas, on passe brutalement les vaches à un régime riche en concentrés (KILMER *et al.,* 1980 et 1981). Cette amélioration de l'appétit peut être limitée aux premières semaines de lactation, puis faire place à une diminution des consommations (ROGERS *et al.,* 1982b).

Lorsque le fourrage et le concentré ne sont pas distribués ensemble, le bicarbonate de sodium peut être incorporé, soit au fourrage, soit au concentré. Dans l'essai de FISHER et MacKAY (1983), l'incorporation de bicarbonate de sodium à l'ensilage (180 g de bicarbonate pour environ 11 kg MS) a tendance à diminuer la consommation totale, sans affecter celle de l'ensilage. A l'inverse, dans les essais de DONKER et MARX (1980), MOORE (1981) et ERDMAN *et al.* (1982b), l'incorporation du bicarbonate de sodium au concentré tend à

en diminuer la consommation, sans que l'ingestion totale de matière sèche ne soit affectée : ces effets sont observés avec un taux de 1,5 p.100 de bicarbonate dans le concentré. ERDMAN *et al.* (1982b) montrent que cette diminution est *en partie* liée au fait que l'incorporation de bicarbonate de sodium au concentré est faite sans transition, puisqu'en trois semaines les animaux s'adaptent et finissent par consommer les mêmes quantités de concentré, qu'il contienne ou non du bicarbonate. L'augmentation progressive du taux de bicarbonate de sodium permet d'éviter ces diminutions des consommations.

Le bicarbonate de sodium a le plus souvent tendance à augmenter à la fois le pH du rumen et le rapport acétate/propionate (ERDMAN *et al.,* 1980b et 1982a; KILMER *et al.,* 1981; SNYDER *et al.,* 1981 et 1982 ; ROGERS *et al.,* 1982a), mais ce rapport peut augmenter sans que le pH n'augmente (ERDMAN *et al.,* 1980b ; KILMER *et al.,* 1980), et il arrive même qu'il ait tendance à diminuer (DAVIS *et al.,* 1982 ; FISHER et MacKAY, 1983 ; TEH *et al.,* 1982). Ces évolutions différentes sont apparemment indépendantes du taux de concentré des régimes.

La digestibilité apparente de la matière sèche, de la matière organique ou de l'énergie ingérée, ne semble améliorée par le bicarbonate de sodium qu'avec des régimes très concentrés et pauvres en fibres (DEPETERS *et al.,* 1981 ; ERDMAN *et al.,* 1982a ; ROGERS *et al.,* 1982a). Par contre, la digestibilité apparente de l'azote ne semble jamais modifiée. L'effet le plus net de l'apport de bicarbonate de sodium est une augmentation de la digestibilité de l'ADF (ERDMAN *et al.,* 1982a ; ROGERS *et al.,* 1982a ; SNYDER *et al.,* 1982).

Le recours au bicarbonate de sodium dans l'alimentation des vaches laitières est en général destiné à augmenter le taux butyreux du lait, car les régimes très concentrés et pauvres en fibres entraînent souvent des valeurs anormalement faibles de la teneur du lait en matière grasse, certaines vaches étant plus sensibles que d'autres à ce problème.

Dans les systèmes alimentaires associant une consommation *très faible* de fourrages et une distribution à volonté de concentrés, l'incorporation du bicarbonate de sodium associé ou non à d'autres sels minéraux, se traduit en général par une diminution de la consommation de concentrés, un maintien ou une légère diminution de la production laitière, une augmentation très nette du taux butyreux, et au total une augmentation de la production de lait à 4 p.100 (DAVIS *et al.,* 1964 ; EMERY et BROWN, 1961 ; EMERY *et al.,* 1965 ; MILLER *et al.,* 1965 ; THOMAS et EMERY, 1969a et b). Il est donc intéressant d'incorporer du bicarbonate de sodium au concentré lorsque les fourrages ne représentent que 2,5 kg de foin de luzerne, ou 1,3 kg de foin de luzerne et 4,1 kg d'ensilage de maïs, ou moins encore. Il faut cependant éviter un taux d'incorporation trop élevé, qui diminue la consommation du concentré : un taux de bicarbonate seul (sodium ou potassium) inférieur à 3,0 p.100 est recommandé (DAVIS *et al.,* 1964 ; STOUT *et al.,* 1972), et lorsque le bicarbonate est associé à de la magnésie, des teneurs comprises entre 0,7 et 1,8 p.100 de bicarbonate de sodium, et entre 0,3 et 0,9 p.100 de magnésie semblent optimales (THOMAS et EMERY, 1969a), des teneurs de 2,5 p.100 de bicarbonate de sodium et 1,0 p.100 de magnésie étant manifestement excessives (HUBER *et al.,* 1969).

Lorsque le régime contient une quantité suffisante de fourrage autre que l'ensilage de maïs (haylage *ad libitum* ou incorporé à raison de 25 ou 30 p.100 du régime, foin de luzerne représentant environ 35 p.100 de la ration), l'apport de bicarbonate n'a, semble-t-il, d'effet favorable ni sur la production laitière, ni sur le taux butyreux (DONKER et MARX, 1980 ; MOORE, 1981 ; VANDEMARK *et al.,* 1981). Dans ces conditions, son emploi ne présente donc guère d'intérêt pratique, même en association avec de la magnésie (ENGLISH *et al.,* 1983). Toutefois, il importe que le fourrage ne soit pas broyé trop finement sinon, dès un taux de concentré de 60 p.100, des baisses importantes du taux butyreux sont à craindre, et le bicarbonate de sodium devient à nouveau très intéressant (JOURNET et HODEN, 1968).

Avec les régimes associant ensilage de maïs et concentrés, le bicarbonate de sodium a souvent une action favorable sur la production laitière et le taux butyreux. Il ressort de nombreux essais (CHASE *et al.,* 1981 ; ERDMAN *et al.,* 1980b et 1982a ; HER et MacKAY, 1983 ; KILMER *et al.,* 1980 ; ROGERS *et al.,* 1982a et b ; SNYDER *et al.,* 1982 ; TEH *et al.,* 1982), que la production laitière et le taux butyreux sont significativement (5 p.100) augmentés environ une fois sur trois, et que la production de lait à 4 p.100 l'est environ une fois sur deux.

Le taux de concentré du régime ne semble pas modifier la réponse des vaches au bicarbonate de sodium, mais dans neuf comparaisons sur dix, il est compris entre 40 et 60 p.100.

Par contre, le taux de bicarbonate semble important à prendre en considération. Si l'on retient l'ensemble des comparaisons citées ci-dessus, y compris celles effectuées avec des vaches fistulées, on constate que lorsque le taux de bicarbonate est compris entre 0,4 et 0,8 p.100 (7 essais), la production laitière et la production de lait à 4 p.100 augmentent en moyenne d'environ 5,0 p.100 (significatif à 5 p.100) par rapport au lot témoin, mais que le taux butyreux n'est pas modifié. Lorsque le taux de bicarbonate est de 1,0 p.100 ou plus (13 essais), le taux butyreux augmente d'environ 10 p.100 (significatif à 1 p.100), mais les variations de la production laitière (+ 1,5 p.100), et de lait à 4 p.100 (- 0,2 p.100) sont insignifiantes. Il semble que l'augmentation du taux butyreux est plus faible avec un taux de 1,0 ou 1,2 p.100 de bicarbonate (+ 9 p.100 en moyenne sur 9 essais) qu'avec un taux de 1,5 p.100 ou plus (+ 14 p.100 en moyenne sur 4 essais), et donc, comme la production laitière n'est pas affectée, que la production de lait à 4 p.100 est diminuée avec un taux de 1,0 ou 1,2 p.100 (- 5 p.100), et au contraire augmentée avec un taux supérieur ou égal à 1,5 p.100 (+ 10 p.100).

Une autre façon d'utiliser les résultats de tous ces essais est de compter les variations positives ou négatives du lot supplémenté, par rapport au lot témoin, supérieures en valeur absolue à 0,5 kg MS pour l'ingestion de matière sèche, à 0,1 p.100 pour le taux butyreux et à 1 kg de lait pour la production laitière ou de lait à 4 p.100 (tabl. 5). Avec cette méthode, on aboutit aux mêmes conclusions, à savoir que pour améliorer la production laitière ou la production de lait à 4 p.100, avec des régimes ensilage de maïs-concentrés, un taux de bicarbonate compris entre 0,4 et 0,8 p.100 est préférable, alors que pour améliorer le taux butyreux, il est nécessaire d'employer un taux de bicarbonate de sodium dans l'ensemble de la ration d'au moins 1,0 p.100.

Ces recommandations doivent être nuancées par les observations suivantes. Lorsqu'on distribue du bicarbonate de sodium à des vaches déjà adaptées à un régime riche en concentrés, on observe pendant les deux ou trois premières semaines une diminution significative de la production laitière, s'expliquant vraisemblablement par la nécessité d'une adaptation des vaches au bicarbonate de sodium. Cette diminution de la production laitière est plus faible, dure moins longtemps et est en partie compensée par une augmentation du taux butyreux, lorsqu'on augmente progressivement le taux de bicarbonate de sodium dans le concentré, que lorsqu'on passe brutalement à un taux de 1,5 p.100 (ERDMAN *et al.*, 1982b). Par contre, lorsqu'à la mise-bas on passe brutalement les animaux à un régime riche en concentrés, l'addition de bicarbonate augmente à la fois l'ingestion de matière sèche et la production laitière, pendant au moins les deux premières semaines de lactation (KILMER *et al.*, 1981) : dans ces conditions, il n'y a aucun intérêt à augmenter progressivement le taux de bicarbonate de sodium dans le régime.

TABLEAU 4

Besoins alimentaires en potassium, sodium et chlore de la vache laitière haute productrice

Dietary potassium, sodium and chlorine requirements of high producing lactating cows

	Production laitière (kg par jour) *Milk production (kg per day)*											
	20			30			40			50		
	K	Na	Cl	K	Na	Cl	K	Na	Cl	K	Na	Cl
Besoin en g par jour *Requirement g/day*	78	20	41	100	27	54	122	33	67	144	40	80
Besoin en g par kg MS *Requirement g/kg DM* 15 kg*	5,2	1,3	3,1	6,7	1,8	4,0	8,1	2,2	4,9	-	-	-
17 kg*	4,6	1,2	2,7	5,9	1,6	3,5	7,2	2,0	4,4	-	-	-
19 kg*	4,1	1,1	2,4	5,3	1,4	3,2	6,4	1,7	3,9	7,6	2,1	4,7
21 kg*	-	-	-	4,8	1,3	2,9	5,8	1,6	3,5	6,9	1,9	4,2

* Matière sèche totale ingérée
Dry matter intake

TABLEAU 5

Intérêt du bicarbonate de sodium pour les régimes ensilage de maïs-concentrés
(les chiffres indiqués représentent le nombre d'essais)

Effects of sodium bicarbonate added to mais silage-concentrage diets
(figures indicate the number of trials)

Effet de l'apport de bicarbonate *Effect of bicarbonate supply*	Taux de bicarbonate *Percentage of bicarbonate*								
	0,4 à 0,8			1,0 à 1,2			1,5 et plus		
	−	O	+	−	O	+	−	O	+
Matière sèche totale ingérée *Dry matter intake*	1	2	4	1	5	3	2	0	2
Production laitière *Milk production*	0	2	5	3	3	3	1	1	2
Taux butyreux *Milk fat*	0	7	0	0	1	8	0	0	4
Production de lait à 4 % *4% Fat-corrected milk yield*	0	1	6	1	3	5	0	1	3
	7 essais *7 trials*			9 essais *9 trials*			4 essais *4 trials*		

NB Le seuil choisi pour considérer que dans un essai il y a diminution (−), pas de variation (O), ou augmentation (+) est 0,5 kg pour la matière sèche ingérée, 0,1 % pour le taux butyreux et 1,0 kg pour la production laitière et de lait à 4 % de taux butyreux.

NB To consider that there is a decrease (−), no variation (O) or an increase (+) in one trial, the level chosen is 0.5 kg/d for dry matter intake, 0.1 % for milk fat, 1.0 kg/d for milk yield and 4 % fat-corrected milk yield.

4. Synthèse pratique

La nécessité d'une complémentation en sodium n'est en rien particulière aux VHP. Il est rarement utile d'employer du bicarbonate de sodium dans l'alimentation des vaches faibles ou moyennes productrices, mais dans le cas des VHP, ce produit présente un intérêt quand la part de fourrage dans la ration est très limitée, ou quand le seul fourrage est l'ensilage de maïs. La décision d'utiliser du bicarbonate de sodium pour faciliter l'adaptation des animaux aux régimes riches en concentré, ou améliorer la production laitière, peut remettre en cause l'emploi de chlorure de sodium. Une incorporation de bicarbonate de sodium à un taux de 0,7 p.100 dans un régime, se traduit par un apport d'environ 1,9 g de sodium par kg MS, suffisant pour complémenter le régime en sodium (cf. tabl. 4). Cependant, si l'on supprime tout apport de chlorure de sodium, le risque d'apparition d'une carence ou d'une sub-carence en chlore n'est pas nul (COPPOCK *et al.,* 1979). La mise à la disposition des animaux de chlorure de sodium en libre-service limite les risques de carence à la fois pour le sodium et pour le chlore.

Plus original est l'intérêt d'un complément de potassium à certains régimes destinés aux VHP. L'ensilage de maïs peut avoir des teneurs faibles en potassium (jusqu'à 5 g par kg MS), ainsi que quelques aliments distribués aux VHP (céréales : 3 à 6 g par kg MS, pulpes de betteraves : 2 à 8 g par kg MS, drêches de brasserie : 1 g par kg MS). Toutefois, l'intérêt d'une complémentation en potassium n'a été démontré qu'avec des rations complètes mélangées. Le potassium peut être apporté sous forme de chlorure ou de bicarbonate. Comme le bicarbonate de sodium semble plus efficace que le bicarbonate de potassium (EMERY et BROWN, 1961 ; MILLER *et al.,* 1965 ; SCHNEIDER *et al.,* 1982), une combinaison intéressante est d'associer bicarbonate de sodium et chlorure de potassium, lorsqu'un complément de potassium peut être utile, c'est-à-dire lorsque le régime contient moins de 7-10 g K par kg MS. Par précaution, nous recommandons d'associer alors à ces deux sels, un faible apport de chlorure de sodium (0,20 à 0,25 p.100 du régime quand le bicarbonate de sodium est distribué à un taux de 0,7 à 0,8 p.100 du régime).

Ces recommandations doivent être nuancées selon le système d'alimentation, les situations les plus compliquées étant celles où l'on a décidé d'utiliser du bicarbonate de sodium.

Lorsque la ration est distribuée en mélange complet, on peut envisager de recourir au bicarbonate de sodium pour le lot des vaches les plus productrices, ne serait-ce que pour faciliter l'adaptation des animaux au régime riche en concentrés du début de lactation. L'intérêt de la distribution systématique de bicarbonate de sodium au-delà du 4ème mois de lactation est peu probable. Dans certains cas, on peut également incorporer au régime du chlorure de potassium. L'apport de chlorure de sodium doit être plus important lorsqu'il n'y a pas de bicarbonate de sodium.

Lorsque la ration de base et le concentré ne sont pas distribués ensemble, plusieurs stratégies sont envisageables. Par exemple, on peut incorporer à l'aliment concentré une quantité limitée de bicarbonate de sodium (0,5 à 0,7 p.100), et de chlorure de sodium (0,2 à 0,3 p.100), mélanger éventuellement du chlorure de potassium à la ration de base, et apporter un complément de bicarbonate de sodium à certaines vaches : au démarrage de la lactation, et aux animaux ayant tendance à produire du lait à faible taux butyreux. Il est également possible de n'incorporer que du chlorure de sodium à l'aliment concentré, et de distribuer du bicarbonate de sodium seulement à certaines vaches ou seulement au cours des 3 ou 4 premiers mois de lactation, en mélange, par exemple à un aliment de la ration de base accessible à ces seuls animaux. Enfin, on peut envisager d'employer deux concentrés de production, l'un contenant environ 1,5p.100 de bicarbonate de sodium, à distribuer en début de lactation et aux vaches à bas taux butyreux, et un autre sans bicarbonate à distribuer aux autres vaches. L'incorporation éventuelle de chlorure de potassium se fait alors à la ration de base.

II. L'alimentation minérale de la vache haute productrice pendant le tarissement

L'alimentation minérale de la vache haute productrice ne présente aucune particularité pendant le tarissement. Les recommandations concernant la vache laitière (INRA, 1978) restent donc valables.

Les apports de phosphore et de calcium recommandés pendant le tarissement sont respectivement de 35 g et de 55 g par jour. Cependant, ces recommandations peuvent être modifiées pour limiter l'incidence de la fièvre vitulaire, même si des apports de vitamine D, ou mieux encore de dérivés de la vitamine D tels que le 1α-hydroxycholécalciférol permettent de résoudre ce problème (CARE *et al.,* 1979). La limitation de l'apport de calcium à des valeurs aussi faibles que possible diminue efficacement la fréquence des fièvres vitulaires (JORGENSEN, 1974 ; WIGGERS *et al.,* 1975), mais il semble qu'avec des apports moyens de calcium, c'est-à-dire inférieurs à 90-100 g par jour, la limitation de l'apport de phosphore prévient également cette maladie (JULIEN *et al.,* 1976 ; KICHURA *et al.,* 1982).

Pour limiter la fréquence des fièvres vitulaires GOINGS (1976) recommande d'éviter le surengraissement des vaches pendant le tarissement, en contrôlant notamment leur consommation énergétique, d'éviter pendant tout le tarissement les excès de calcium (plus de 100 g par jour pour les races autres que la Jersiaise), et de distribuer deux semaines avant la date présumée du vêlage un régime pauvre en calcium, au moins aux vaches prédisposées à la fièvre vitulaire. L'application de règles proches de celles-ci (rationnement énergétique des vaches taries, arrêt de la distribution de compléments minéraux et injection de vitamines 3 à 4 semaines avant le vêlage) a permis de réduire considérablement le taux de fièvre vitulaire dans des troupeaux non expérimentaux (JOHNSON, 1982). A notre avis, il convient cependant de maintenir un équilibre alimentaire pour le sodium jusqu'à la mise-bas, et donc de ne pas cesser de distribuer un complément de sodium, voire de magnésium et d'oligo-éléments. Lorsque, dans un troupeau, les vaches ne sont pas sensibles à la fièvre vitulaire, cette précaution supplémentaire qu'est l'arrêt de la complémentation phospho-calcique n'est pas nécessaire, mais

le rationnement énergétique et la limitation à des valeurs moyennes de l'apport de calcium et de phosphore sont recommandés dans tous les cas.

Il est recommandé de ne pas distribuer de bicarbonate de sodium avant la mise-bas. DISHINGTON (1975) a provoqué une fréquence très élevée de fièvre vitulaire en distribuant pendant les quatre semaines précédant le vêlage 40 g de carbonate et 40 g de bicarbonate de sodium. HAWKINS (1982) a observé sur un nombre plus élevé d'animaux une tendance à l'augmentation des cas de fièvre vitulaire (13,9 contre 6,7 p.100) en incorporant 1,0 p.100 de bicarbonate de sodium à un régime distribué à partir du 18ème jour précédant la mise-bas. KILMER *et al.,* (1980), en utilisant avant vêlage un régime peu concentré et contenant 0,6 p.100 de bicarbonate de sodium, ne font pas état d'une augmentation des fièvres vitulaires, mais montrent que l'apport de bicarbonate à la fin du tarissement a tendance à limiter la réponse des animaux au bicarbonate de sodium en début de lactation, et est donc sans intérêt. Il vaut donc mieux, quand on a recours au bicarbonate de sodium, de ne le distribuer qu'à partir du démarrage de la lactation.

Références bibliographiques

AGRICULTURAL RESEARCH COUNCIL, 1980. The nutrient Requirements of Ruminant Livestock, ed. Commonwealth Agricultural Bureaux, London.

ANNENKOV B.N., 1981. in Georgievskii V.I., Annenkov B.N., Samokhin V.I., *Mineral Nutrition of animals,* Butterworths, London, 285-320.

CARE A.D., BARLET J.P., ABDEL-HAFEEZ H.M., 1979. in Rückebusch Y., Thivend P., *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants,* Proc. 5th International Symposium on Ruminant Physiology, Clermont-Ferrand 1979, MTP Press Ltd, Lancaster, 429-446.

CARSTAIRS J.A., MORROW D.A., EMERY R.S., 1980. *J. anim., Sci.,* **51**, 1122-1130.

CARSTAIRS J.A., NEITZEL R.R., EMERY R.S., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64**, 34-41.

CATHCART E.B., SHELFORD J.A., PETERSON R.G., 1983. *Can. J. anim. Sci.,* **63**, 173-180.

CHASE L.E., CHALUPA W., HEMKEN R.W., MULLER L.D., KRONFELD D.S., LANE G.T., SNIFFEN C.J., SNYDER T.J., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64** (suppl. 1), 134.

COPPOCK C.E., AGUIRRE R.A., CHASE L.E., LAKE G.B., OLTENACU E.A., McDOWELL R.E., FETTMAN M.J., WOODS M.E., 1979. *J. Dairy Sci.,* **62**, 723-731.

DAVIS C.L., BROWN R.E., BEITZ D.C., 1964. *J. Dairy Sci.,* **47**, 1217-1219.

DAVIS C.L., CHALUPA W., KARCHER L.F., ROGERS J.A., MULLER L.D., CUMMINGS K.E., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 114.

DE BOER G., BUCHANAN-SMITH J.G., MacLEOD G.K., WALTON J.S., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64**, 2370-2377.

DENNIS R.J., HEMKEN R.W., JACOBSON D.R., 1976. *J. Dairy* Sci., **59**, 324-328.

DENNIS R.J., HEMKEN R.W., 1978. *J. Dairy Sci.,* **61**, 757-761.

DEPETERS E.J., FREDEEN A.H., BATH D.L., SMITH N.E., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65**, (suppl. 1), 111-112.

DISHINGTON I.W., 1975. *Acta vet. scand.,* **16**, 503-512.

DONKER J.D., MARX G.D., 1980. *J. Dairy Sci.,* **63**, 931-935.

DURAND M., KAWASHIMA R., 1979. in Rückebusch Y., Thivend P., *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants,* Proc. 5th International Symposium on Ruminant Physiology, Clermont-Ferrand 1979, MTP Press Ltd, Lancaster, 375-408.

EMERY R.S., BROWN L.D., 1961. *J. Dairy Sci.,* **44**, 1899-1902.

EMERY R.S., BROWN L.D., BELL J.W., 1965. *J. Dairy Sci.,* **48**, 1647-1651.

ENDERS K.B., WOHLT J.E., CRISH E.M., EVANS J.L., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 199-200.

ENGLISH J.E., FRONK T.J., BRAUND D.G., NOCEK J.E., 1983. *J. Dairy Sci.,* **66**, 505-513.

ERDMAN R.A., HEMKEN R.W., BULL L.S., 1980a. *J. Dairy Sci.,* **63**, 538-544.

ERDMAN R.A., BOTTS R.L., HEMKEN R.W., BULLS L.S., 1980b. *J. Dairy Sci.,* **63**, 923-930.

ERDMAN R.A., HEMKEN R.W., BULL L.S., 1982a. *J. Dairy Sci.,* **65**, 712-731.

ERDMAN R.A., DOUGLAS S.L.W., HEMKEN R.W., TEH T.H., MANN L.M., 1982b. *J. Dairy Sci.,* **65**, 1647-1651.

FERNANDEZ J.A., COPPOCK C.E., SCHAKE L.M., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65**, 242-249.

FERREIRA J.J., NOLLER C.H., KEYSER R.B., STEWART T.S., 1980. *J. Dairy Sci.,* **63**, 1091-1097.

FISHER L.J., MacKAY V.G., 1983. *Can. J. anim. Sci.,* **63**, 141-148.

FORAR F.L., KINCAID R.L., PRESTON R.L., HILLERS J.K., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65**, 760-763.

GOINGS R.L., 1976. in *Proc. Cornell Nutrition Conference for Feed Manufacturers,* 1976, 118-121.

GUEGUEN L., 1971. *Ann. Nutr. Aliment.,* **25**, A 335-A 381.

GUEGUEN L., 1978. in *La vache laitière,* éd. INRA, Versailles, 199-208.

GUEGUEN L., 1982. in Proc. 33e Congrès de la Fédération Européenne de Zootechnie, Léningrad, à paraître.

GUEGUEN L., JOURNET M., 1961. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.,* **1**, 305-310.

GUEGUEN L., DURAND M., 1983. in *Le point sur le phosphore en alimentation animale,* INAPG, Chaire de Zootechnie, Paris, B1-B21.

HANS M., SINGH S., SAREEN V.K., 1983. Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelkd., **49**, 57-62.

HAWKINS G.E., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 226.

HUBER J.T., EMERY R.S., THOMAS J.W., YOUSEF I.M., 1969. *J. Dairy Sci.,* **52**, 54-59.

HURLEY W.L., EDGERTON L.A., OLDS D., HEMKEN R.W., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65**, 1979-1986.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE, 1978. *Alimentation des Ruminants,* éd. INRA Publications, Versailles.

JESSE B.W., THOMAS J.W., EMERY R.S., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64**, 197-205.

JOHNSON J.C. Jr., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 218.

JORGENSEN N.A., 1974. *J. Dairy Sci.,* **57**, 933-944.

JOURNET M., HODEN A., 1968. *Fourrages,* **36**, 62-81.

JULIEN W.E., CONRAD H.R., HIBBS J.W., CRIST W.L., 1977. *J. Dairy Sci.,* **60**, 431-436.

KAWAGOE I., KAYAMA R., 1981. *Jpn J. Zootech. Sci.,* **52**, 334-342.

KEMP A., GEURINK J.H., 1978. *Neth J. agric. Sci.,* **26**, 161-169.

KICHURA T.S., HORST R.L., BEITZ D.C., LITTLEDIKE E.T., 1982. *J. Nutr.* **112**, 480-487.

KILMER L.H., MULLER L.D., WANGNESS P.J., 1980. *J. Dairy Sci.,* **63**, 2026-2036.

KILMER L.H., MULLER L.D., SNYDER T.J., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64**, 2357-2369.

KINCAID R.L., 1979. *J. Dairy Sci.,* **62**, 1081-1085.

KINCAID R.L., HILLERS J.K., CRONRATH J.D., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64**, 754-758.

KRONFELD D.S., CHALUPA W., CHASE L.F., HARMON R., HEMKEN R.W., MULLER L.D., SNIFFEN C.J., SNYDER T.J., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64** (suppl. 1), 134-135.

KRONFELD D.S., CHALUPA W., CUMMINGS K.E., DAVIS C.L., KARCHER L.F., MULLER L.D., ROGERS J.A., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 114.

LACHMANN G., 1980. *Mh. Vet. Med.,* **35**, 59-63.

LOMBA F., CHAUVAUX G., TELLER E., LENGELE L., BIENFET V., 1978. *Br. J. Nutr.,* **39**, 425-429.

MAGOMEDOV M., Sh., 1979. Zhivotnovodstvo, 1979, 51-52.

MAGOMEDOV M. Sh., 1980. Zhivotnovodstvo, 1980, 26-27.

MAHIEU H., LUQUET F.M., MOUILLET L., 1977. *Le lait,* **57**, 55-112.

MALLONEE P.G., BEEDE D.K., COLLIER R.J., KNIGHT G.I., WILCOX C.J., 1982a. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 192-193.

MALLONEE P.G., BEEDE D.K., WILCOX C.J., 1982b. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 212-213.

MANSTON R., 1967. *J. agric. Sci. Camb.,* **68**, 263-268.

MARTENS H., RAYSSIGUIER Y., 1979. in Rückebusch Y., Thivend P., *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants,* Proc. 5th International Symposium on Ruminant Physiology, Clermont-Ferrand 1979, MTP Press Ltd, Lancaster, 447-466.

McLEOD D.S., WILKINS R.J., RAYMOND W.F., 1970. *J. agric. Sci. Camb.,* **75**, 311-319.

MILLER R.W., HEMKEN R.W., WALDO D.R., OKAMOTO M., MOORE L.A., 1965. *J. Dairy Sci.,* **48**, 1455-1458.

MOORE C.L., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64** (suppl. 1), 137-138.

MUDD A.J., 1970. *J. agric. Sci. Camb.,* **74**, 11-21.

MURPHY M.R., DAVIS C.L., McCOY G.C., 1983. *J. Dairy Sci.,* **66**, 35-38.

MUSSENDEN S., HODGES J., HILEY P.G., 1977. *J. Dairy Sci.,* **60**, 1554-1558.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1978. Nutrient Requirements of Dairy Cattle, 5th revised, ed. N.A.S., Washington.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1980. Mineral tolerance of domestic animals, ed. N.A.S. Washington.

RAMBERG C.F. Jr., MAYER G.P., KRONFELD D.S., PHANG J.M., BERMAN M., 1970. *Am. J. Physiol.,* **219**, 1166-1177.

ROGERS J.A., DAVIS C.L., CLARK J.H., 1982a. *J. Dairy Sci.,* **65**, 577-586.

ROGERS J.A., MULLER L.D., DAVIS C.L., CHALUPA W., KRONFELD D.S., KARCHER L.F., CUMMINGS K.R., 1982b. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 113-114.

SAFWATE A., DAVICCO M.J., BARLET J.P., DELOST P., 1981. *Reprod. Nutr. Dév.,* **21**, 601-610.

SALEH A.A., RAKES J.M., DANIELS L.B., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65**(suppl. 1), 115.

SCHAEFER D.M., WHEELER L.J., NOLLER C.H., KEYSER R.B., WHITE J.L., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65**, 732-739.

SCHNEIDER P.L., BEEDE D.K., WILCOX C.J., COLLIER R.J., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 112.

SEIDEL H., SCHRÖTER J., LIEBETRAU R., OETZEL H., STEITZ G., 1982. *Mh. Vet. Med.,* **37**, 612-616.

SIMESEN M.G., LUNAAS T., ROGERS T.A., LUICK J.R., 1962. *Acta vet. Scand.,* **3**, 175-184.

SNYDER T.J., CHALUPA W., CHASE L.E., HEMKEN R.W., KRONFELD D.S., MULLER L.D., MANN L., SNIFFEN C.J., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64** (suppl. 1), 134.

SNYDER T.J., MULLER L.D., ROGERS J.A., ABRAMS S.M., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 113.

STOUT J.D., BUSH L.J., MORRISON R.D., 1972. *J. Dairy Sci.,* **55**, 130-133.

SYMONDS H.W., MANSTON R., PAYNE J.M., SANSOM B.F., 1966. *Br. vet. J.,* **122**, 196-200.

TEH T.H., HEMKEN R.W., HARMON R.J., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65** (suppl. 1), 111.

THOMAS J.W., EMERY R.S., 1969a. *J. Dairy Sci.,* **52**, 60-63.

THOMAS J.W., EMERY R.S., 1969b. *J. Dairy Sci.,* **52**, 1762-1769.

TOMAS F.M., 1974. *Q.J. Exp., Physiol.,* **59**, 269-281.

VANDEMARK L.L., STOKES M.R., BULL L.S., WALKER C.K., 1981. *J. Dairy Sci.,* **64** (suppl. 1), 135.

Van't KLOOSTER A. Th., 1976. *Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelkd.,* **37**, 169-182.

WARD G., DOBSON R.C., DUNHAM J.R., 1982. *J. Dairy Sci.,* **55**, 768-776.

WARD G., HARBERS L.H., BLAHA J.J., 1979. *J. Dairy Sci.,* **62**, 715-722.

WARD G., HARBERS L.H., 1982. *J. Dairy Sci.,* **65**, 154-160.

WEGNER T.N., STULL J.W., 1978. *J. Dairy Sci.,* **61**, 1755-1759.

WHEELER W.E., 1977. in *Proc. Cornell Nutrition Conference for Feed Manufacturers,* 1977, 53-58.

WHEELER W.E., 1980. *J. Dairy Sci.,* **63**, 1848-1854.

WIGGERS K.D., NELSON D.K., JACOBSON N.L., 1975. *J. Dairy Sci.,* **58**, 430-431.

WILSON C.L., RITCHIE N.S., 1981. *J. Sci.Food Agric.,* **32**, 993-994.

WILSON G.F., 1980. *Anim. Prod.,* **31**, 153-157.

YOON D.J., 1980. 1980. Dissertation Abstracts International, **41**, 1317B-1318B.

ZETTERHOLM R., 1978. *Acta vet. scand.,* **19**, 39-48.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 101-115

Les relations génotype-nutrition en production laitière

D. SAUVANT*, Y. CHILLIARD**

** INA PG, Département des Sciences animales*
16, rue Claude Bernard 75231 Paris Cédex 05
*** Laboratoire de la Production laitière*

I. Introduction

Les caractéristiques et le potentiel de production des femelles ruminants laitières sont la résultante de l'évolution et des actions de sélection de l'homme depuis sa domestication. Ces actions de sélection conduites autrefois de façon empirique sont aujourd'hui rationalisées grâce aux travaux de recherches des généticiens et à l'organisation de la sélection. Ce rôle prépondérant joué par la sélection dans l'amélioration des performances laitières et le choix de 1982 comme «année de DARWIN» suggèrent d'aborder le problème des relations génotype-nutrition dans le cadre d'une telle journée d'étude.

Les recherches en matière de génétique et de nutrition des ruminants laitiers ont été menées jusqu'à présent d'une façon presque indépendante. De ce fait, les connaissances concernant, d'une part, l'influence du déterminisme génétique sur l'utilisation digestive et métabolique des régimes alimentaires et, d'autre part, les interactions génotype-alimentation sont peu avancées. Cet état de fait n'est en réalité pas surprenant dans la mesure où, d'une part, un nombre important d'observations, «en situation», est nécessaire pour démontrer une différence de nature génétique et, d'autre part, les recherches en alimentation et nutrition animales procèdent par investigation sur un nombre plutôt réduit d'animaux placés dans un même milieu.

Pourtant les progrès réalisés dans ces deux disciplines démontrent qu'elles devront, à terme, avoir une part d'activité commune. En effet, plusieurs aspects les rapprochent, à savoir :

● les actions de sélection aboutissent à une amélioration des potentiels de production qui correspondent en fait à une modification du niveau et de la hiérarchie entre les différents besoins nutritifs (fig. 1). Cette évolution oblige le spécialiste de nutrition et alimentation animale à s'adapter. Exemple : la création de systèmes d'unités d'alimentation plus fiables permet d'assurer une meilleure précision de l'ajustement apport-besoins, en particulier dans le cas des protéines au démarrage de la lactation;

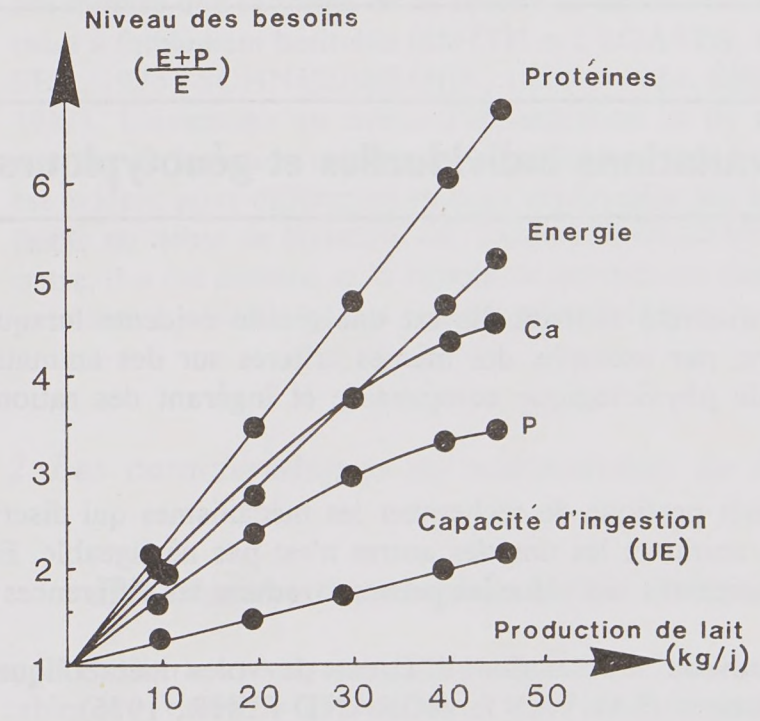


FIG. 1 : Relation entre les niveaux de production de lait et les besoins alimentaires chez la vache laitière

Relationship between levels of milk production and nutritional requirements in dairy cow

● les actions de sélection doivent, pour être efficaces, porter sur un nombre réduit de caractéristiques. Or les modifications des génotypes liés à la sélection peuvent correspondre à des varia-

tions discrètes et progressives de caractéristiques nutritionnelles *a priori* secondaires, qui peuvent acquérir ainsi une importance pratique non négligeable ;

● les recommandations alimentaires sont réalisées, en matière de production laitière, indépendamment des races. Or il est possible que le gain de précision recherché dans la relation aliment-animal aboutisse à terme à réaliser des modulations de recommandations selon le génotype considéré (voir plus loin) ;

● la connaissance d'une particularité métabolique, expression d'une partie du génome et image du potentiel laitier d'un animal, présente un intérêt considérable en raison des progrès à en attendre en matière de choix de futures reproducteurs-trices et productrices de lait.

Pour tenter d'apporter des éléments de progression à ces différents aspects, il convient de rechercher les contrôles génétiques qui interviennent sur les médiateurs spécifiques, les activités physiologiques et biochimiques associées à la production laitière. L'état des connaissances en la matière peut être considéré comme faible et très dispersé ; dans cette communication trois principaux aspects seront abordés pour apporter des éléments de réponses aux trois questions suivantes :

1. Dans quelle mesure les variations individuelles peuvent-être assimilées à des différences de génotype ?

2. Quel est l'état des connaissances concernant l'influence du génotype sur les caractéristiques nutritionnelles et alimentaires des productrices de lait ? Quelles en sont les conséquences ?

3. Les interactions génotype-nutrition sont-elles suffisamment importantes pour justifier la mise en place de recherches spécifiques ?

II. Les variations individuelles et génotypiques

La variabilité individuelle est une réalité évidente lorsque l'on mesure, par exemple, des mêmes critères sur des animaux pris à stade physiologique comparable et ingérant des rations similaires.

L'intérêt pratique de rechercher les mécanismes qui discriminent les animaux les uns des autres n'est pas négligeable. En effet, les variations individuelles peuvent traduire les différences :

- de niveau d'utilisation différent de voies métaboliques alternatives (SAUVANT, MORAND-FEHR, 1976),
- d'efficacité d'utilisation des rations,
- d'aptitude à valoriser un type de ration plutôt qu'un autre,
- de potentiel de production,
- de rusticité,
- etc...

Cette variabilité individuelle est généralement considérée comme variation parasite par les chercheurs en nutrition en raison des problèmes d'interprétation des résultats expérimentaux qu'elle soulève. En outre, les variations individuelles sont généralement plus importantes que celles qu'on peut induire expérimentalement par le régime alimentaire et il est surprenant de constater qu'elles n'ont été exploitées que récemment à l'aide de méthodes statistiques adaptées : les analyses de données multidimensionnelles (SAUVANT et *al.*, 1973 ; SAUVANT et MORAND-FEHR, 1974 ; CHILLIARD et *al.*, 1977). Dans le cadre des recherches en alimentation et/ou nutrition, il est indispensable de maintenir cette variabilité au sein d'un troupeau expérimental à partir du moment où l'on a pour objectif d'appliquer les résultats observés, ou les modèles élaborés à partir de ceux-ci, à l'ensemble de la population animale productive de l'espèce correspondante.

Les variations individuelles sont souvent perçues, par les nutritionnistes, comme la traduction de déterminismes génétiques différents, cependant la démonstration n'en est généralement pas faite en raison du nombre trop réduit d'animaux expérimentaux ou de l'absence de prise en compte d'informations sur leurs ascendances. Néanmoins, dans la mesure où ces variations, d'une part, ressortent à partir du moment où tous les facteurs expérimentaux ou interférents (régime présent et passé, âge, prolificité...) ont été pris en compte et, d'autre part, sont d'autant plus importantes que l'on travaille sur un mécanisme physiologique individualisé, il est logique de considérer qu'elles sont assez proches de l'expression directe des gènes.

Ceci veut dire que, dans le cas de la production laitière, l'étude des variations individuelles observées lors d'expérimentations nutritionnelles constitue une première étape intéressante de la mise en évidence des relations entre des particularités physiologiques et le génotype des animaux.

En conséquence, dans ce texte, les variations individuelles seront parfois évoquées au même titre que les variations génotypiques.

III. Influence du génotype sur les caractéristiques animales mesurables, conséquences nutritionnelles et alimentaires

A. Les caractéristiques de production et de composition du lait

Ces caractéristiques varient d'un animal à l'autre, en partie sous l'effet de facteurs d'ordre génétique. Pour résumer la situation, les *caractéristiques de composition* du lait qui traduisent l'équilibre entre les processus de synthèse cellulaires sont assez proches de l'expression des gènes et, de ce fait, fortement héritables. Par contre, les *caractéristiques de production*, qui sont non seulement la résultante de l'activité moyenne mais aussi du nombre de cellules sécrétrices, dépendent plus de facteurs du milieu et sont de ce fait moins héritables.

1. Les caractéristiques de production

a) La production totale

La répétabilité des caractéristiques de production est de l'ordre de 0,5 et leur héritabilité est d'environ 0,20-0,25. On estime généralement à ce propos, que le nombre de gènes impliqués dans la production de lait est très importante. Cependant,

ROBERTSON (1966) a émis l'hypothèse que ce nombre de gènes pourrait être moins important que ce que l'on estime en général.

Les corrélations génétiques intra-race entre les caractéristiques de production sont élevées, de l'ordre de 0,70 à 0,95 (tabl. 1). Ces relations sembleraient indiquer que la sécrétion des différents constituants dépend de l'effet de gènes fortement pléiotropiques. En outre, la hiérarchisation entre race des productions des différents composants du lait est variable selon le composant. Ainsi, la figure 2 indique que la Holstein exporte annuellement beaucoup plus de lactose et minéraux (c'est-à-dire essentiellement de lactose) par rapport aux autres races que de matières grasses et de protéines. Les races hautes productrices se distinguent donc plus par une forte capacité à produire du lactose (et des minéraux ?), plutôt que des lipides et des protéines. Les corrélations génétiques intra-race entre ces caractéristiques de production de lait brut et de ses constituants, calculées par WILCOX et *al.* (1971), vont dans le sens de cette observation (tabl. 1).

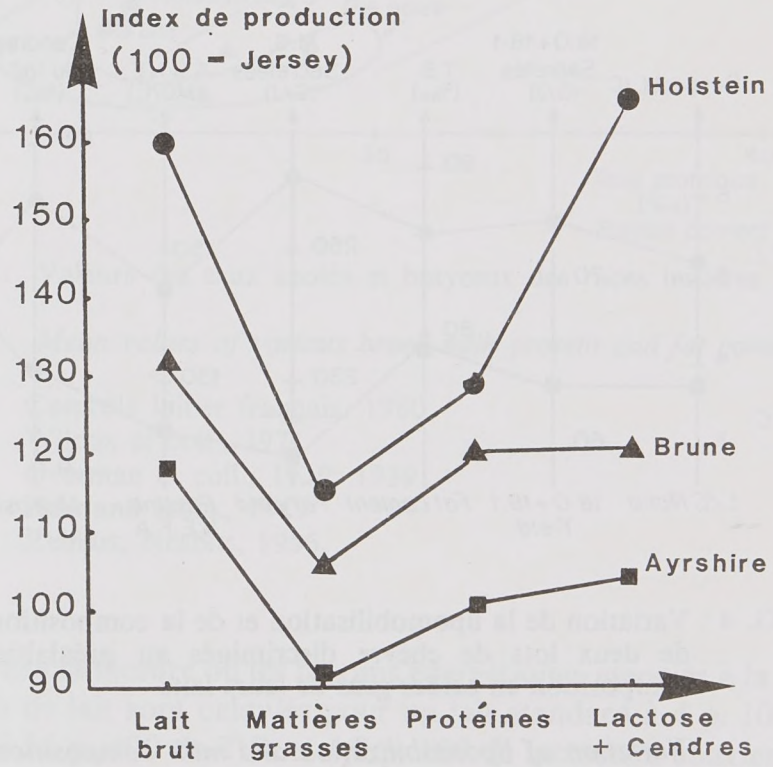


FIG. 2 : Hiérarchisation des productions totales entre races laitières

Between breeds differences of whole lactation yield

(Wilcox *et al* ; 1971)

Ce rôle primordial du niveau de sécrétion du lactose (et des cendres ?), compréhensible en raison de leur rôle vis-à-vis de la pression osmotique impliquée dans la «sortie» de l'eau du lait, serait intéressant à approfondir d'un point de vue nutritionnel et génétique. Du point de vue nutritionnel parce que le lactose est synthétisé à partir de glucose, métabolite énergétique dont la disponibilité dépend des processus de néoglucogénèse qui sont fréquemment insuffisants en début de lactation ; d'un point de vue génétique car si le niveau de cette sécrétion est un facteur limitant du progrès génétique de la production du lait, le nombre de gènes qui s'y attachent ne représente qu'une partie de tous les gènes associés à la production du lait, ce qui irait dans le sens de l'hypothèse de ROBERTSON (1966).

TABLEAU 1

Corrélations génétiques entre les caractéristiques de production du lait et ses constituants

Genetic correlations between the yield of the main milk constituents

(Wilcox *et al.*, 1971)

Production de/*Yield:*				
Lait *Milk*	0,23 (1)			
Matières grasses *Fat*	0,70	0,25 (1)		
Protéines *Proteins*	0,82	0,81	0,17 (1)	
Lactose *Lactose*	0,99	0,74	0,73	0,18 (1)

(1) Coefficients d'héritabilité
(1) Heritability coefficients

b) La forme de la courbe de lactation

A production totale comparable de lait, la forme de la courbe de production mérite d'être étudiée puisqu'elle détermine largement la dynamique à respecter dans le temps pour les apports. Nous avons remarqué, à partir du rassemblement de mesures quotidiennes, que cette forme subissait des variations individuelles importantes et répétables chez la chèvre (SAUVANT, BLANCHARD, MORAND-FEHR, 1974). Chez la vache, à partir des résultats du contrôle laitier, différentes études ont montré que la forme de la courbe de lactation était moyennement à faiblement héritable (SMITH et LEGATES, 1962 ; HADSEN, 1975 ; SCHNEEBERGER, 1978 et 1981, SHANKS *et al.*, 1981). L'avantage en terme d'alimentation et de nutrition des courbes de lactation «plates» en comparaison des courbes à «pic» est évident pour différentes raisons explicables par le déficit plus faible du début de lactation (cf. l'article CHILLIARD *et al.*). En outre, il a été montré, qu'à niveau de production comparable, les animaux à courbe «plate» étaient plus fertiles.

2. Les caractéristiques de composition du lait

a) Caractéristiques globales de composition

Ces caractéristiques sont très répétables (0,60 à 0,75) et héritables (de l'ordre de 0,5). En outre, à des niveaux génétiques différents de taux butyreux sont associés des types de courbe d'évolutions différentes pendant la lactation : plus le T.B. moyen est élevé et plus sa chute du début de lactation est réduite voire absente (KORKMAN, 1950) (fig. 3). Ce phénomène, confirmé plusieurs fois ultérieurement, demanderait à être complété avec les autres caractéristiques de production et de composition et interprété en termes nutritionnels, au moins à l'aide de méthodes actuelles d'investigation courantes de la Recherche (AGNE, β-OH-B, composition en acides gras de la matière grasse du lait...).

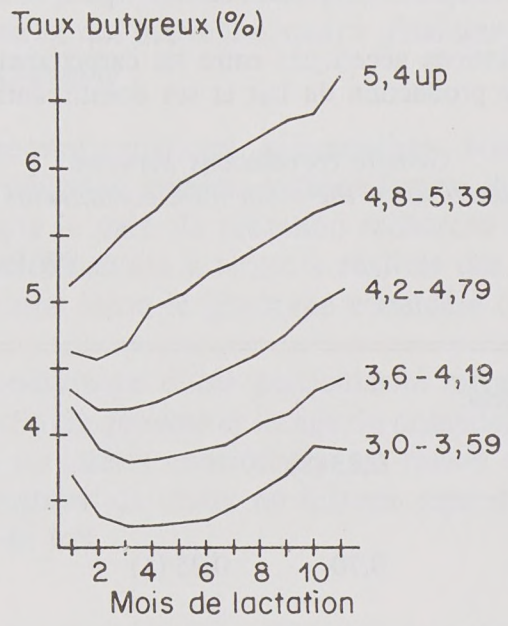


FIG. 3 : Relations entre le taux butyreux moyen et son évolution au cours d'une lactation

Relation between the mean milk fat content and evolution during lactation

(Korkman, 1950)

Les caractéristiques de composition sont associées par des corrélations génétiques élevées (tabl. 2). Les données de ce tableau sont intéressantes à considérer d'un point de vue nutritionnel. La corrélation génétique négative élevée entre les teneurs en lactose et cendres traduit l'alternative biologique dont disposent les productrices de lait pour excréter l'eau du lait par deux types de substances osmotiquement actives, le lactose et les minéraux. En termes de besoins nutritionnels, cette alternative n'a pas du tout la même signification. En outre, les valeurs des corrélations semblent indiquer qu'une sélection effectuée dans le but d'améliorer les taux azotés et butyreux du lait nous fournira des animaux excrétant plus de lactose et moins de cendres, donc présentant peut-être un besoin en glucose plus élevé par kilogramme de lait. Par analyse des variations interindividuelles, OSHINA et FUSE (1977) ont également observé des corrélations négatives entre les teneurs en différents minéraux du lait (K, Na, Cl) et les trois composants organiques majeurs qui étaient positivement corrélés entre eux. Cependant, à partir du regroupement de données personnelles et issues de la littérature, VANSCHOUBROEK (1963) a estimé que le coefficient de regression génétique de la teneur en lactose sur celle de la matière grasse était pratiquement négligeable (de 0,07 à 0,21) laissant ainsi une faible probabilité aux possibilités de modifier la teneur en lactose du lait à partir d'une sélection sur les composants classiquement pris en compte (T.A., T.B.).

Il serait donc intéressant d'associer ces variations fortement liées au génotype à d'autres caractéristiques nutritionnelles. Quelques résultats préliminaires ont été obtenus à ce sujet sur le troupeau caprin de l'I.N.A.P.G. Deux groupes de chèvres laitières de parenté intra-groupe élevée et inter-groupes faibles ont été réalisés sur la base de la compostion en acides gras de la matière grasse du lait au cours de la lactation précédente (voir plus loin). Ces deux lots se distinguaient statistiquement par des teneurs inverses en lactose et minéraux de leur lait, ce qui est cohérent avec les observations du paragraphe précédent, mais aussi par le degré de lipomobilisation de leurs réserves énergétiques au démarrage de la lactation, le lot excrétant moins de lactose par kilogramme de lait étant celui des animaux fortement lipomobilisateurs (SAUVANT *et al.*, 1981 et fig. 4, voir plus loin les commentaires sur ces différences).

TABLEAU 2

Corrélations génétiques entre les teneurs des composants organiques et minéraux du lait de vache

Genetic correlations between the milk constituents

(Robertson, 1956)

Taux butyreux *Fat*	1			
Taux azoté *Protein*	0,46	1		
Lactose *Lactose*	0,37	0,41	1	
Cendres *Ash*	– 0,42	– 0,10	– 0,86	1

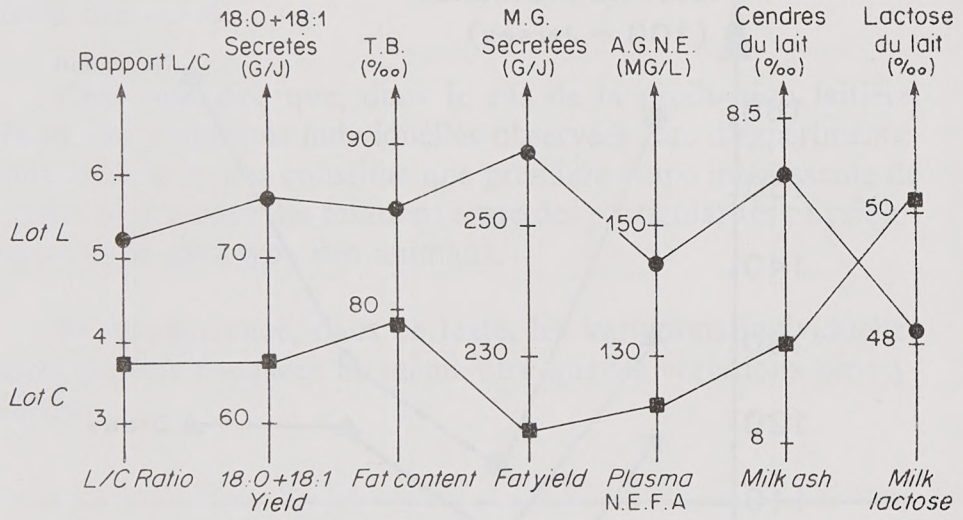


FIG. 4 : Variation de la lipomobilisation et de la composition du lait de deux lots de chèvre discriminés au préalable sur la composition en acides gras de leurs laits

Variation of lipomobilization and milk composition of two groups of goat previously discriminated on their milk fatty acid composition

16 animaux/lot
Lot L : matière grasse du lait riche en acides en C_{18} et C_{16}
Lot C : matière grasse du lait riche en acides gras courts

Dans la mesure où les caractéristiques de composition sont héritables, il est intéressant de comparer les proportions relatives des teneurs en matières grasses et azotées du lait. La figure 5 montre que le rapport entre les taux butyreux et azotés du lait varie entre 1 et plus de 1,3 selon la population de laitières considérée. Le rapport des besoins nutritifs liés à la sécrétion des lipides et des protéines est donc sous la dépendance de la race et même du génotype intra-race. En effet, beaucoup d'études ont été entreprises pour connaître la régression génétique associant les taux azotés et butyreux moyens du lait. D'une manière générale, il en ressort qu'un accroissement de 1 p. 100 du T.B. est associé à une augmentation de 0,4 p. 100 du taux azoté. En conséquence, lorsque les T.B. et T.A. du lait s'accroissent au sein d'une population laitière, les besoins en lipides et précurseurs des cellules productrices s'accroissent *a priori* plus que les besoins en protéines ; cependant, en pratique, en raison de la pondération des index de

matière utile en faveur de la partie protéique des constituants du lait, l'équilibre entre les besoins en précurseurs des lipides et des protéines du lait est partiellement mais pas totalement (PETERSEN, 1975) rétabli.

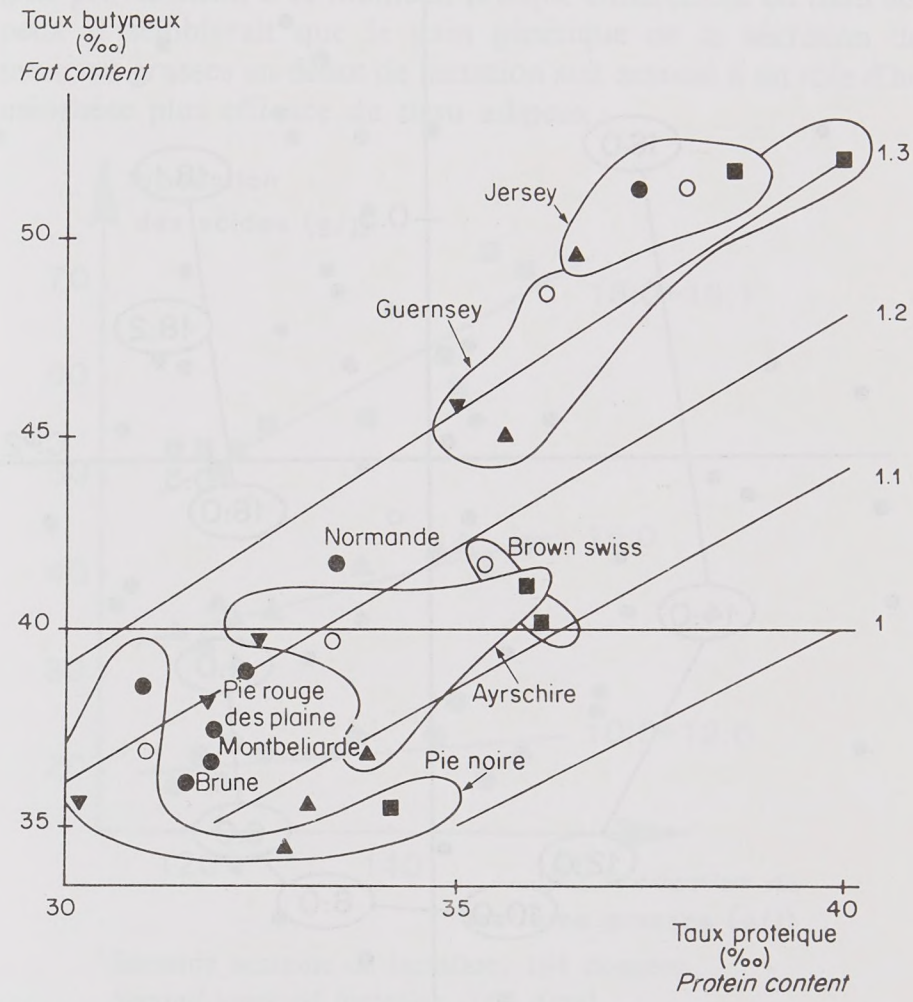


FIG. 5 : Valeurs des taux azotés et butyreux des races laitières

Mean values of various breed milk protein and fat contents

Contrôle laitier français, 1980
Wilcox et coll., 1971
Overman et coll., 1929, 1939
Rowland Rook, 1949
Reinart, Nesbitt, 1956.

Dans la mesure où les besoins énergétiques associés à la production de lait sont calculés pour un lait standard à 4 p. 100 de T.B. , 3,35 p. 100 de T.P. et 4,8 p. 100 de lactose, il convient de s'interroger sur les conséquences des variations génétiques des proportions entre ces composants sur les besoins des animaux. Le tableau 3 montre que les écarts inter-races de la teneur en protéines du kg de lait à 4 p. 100 de T.B. sont faibles entre les principales races laitières retenues en raison de leur importance ou de la particularité de leur lait (Jersey).

Pour le lactose, en l'absence de données françaises, nous avons rapporté dans le tableau 4 les références classiques anglo-saxonnes. Ces données montrent que la teneur en lactose par kg de lait brut varient peu d'une race à l'autre ; par contre, les animaux de type Holstein ou Brown Swiss ont une teneur en lactose par kg de lait à 4 p. 100 de T.B. plus importante que les animaux de race Ayrshire et surtout Guernsey et Jersey. Rapporté à 30 kg de lait à 4 p. 100 de T. B., cet écart entre les animaux Holstein-Pie noire et Jersey excède 250 g de lactose par jour, ce qui n'est pas négligeable en terme de néoglucogénèse qui représente peut-être le facteur limitant énergétique primaire du début de lactation.

Il serait souhaitable d'effectuer des recherches similaires sur les races laitières françaises pour pouvoir comparer leurs besoins respectifs en termes de «type» d'énergie par kilogramme de lait brut ou à 4 p. 100.

TABLEAU 3

Comparaison des quantités de protéines, Ca et P par kg de lait à 4% de T.B. entre quatre races laitières

Comparison of the protein, Ca, P contents of one kg of 4 % F.C. milk between 4 dairy cow breeds

Races/*Breed*	F.F.P.N.	Normande	Montbeliarde	Jersey
Taux butyreux (‰) (1) *Fat content*	38,6	41,8	36,8	51,4
Taux protéique (‰) (1) *Protein content*	31,0	33,5	31,8	37,4
T.P./kg lait 4 % (‰) *Protein content/kg 4% F.C. milk*	31,6 (100)	32,6 (103)	33,4 (106)	31,9 (101)
Ca/kg lait 4% (‰) (2) *Ca/kg 4% F.C. milk*	1,23	1,26	1,25	1,22
P/kg lait 4% (‰) (2) *P/kg 4% F.C. milk*	0,92	0,91	0,94	0,87

(1) Résultats du contrôle laitier 1980.
(2) Mahieu et coll. (1977) et Reinart, Nesbitt (1956) pour la Jersey.

TABLEAU 4

Variations des teneurs en lactose du lait de différentes races laitières

Between breed variations of the milk lactose content

Race *Breed*	Lactose/kg lait brut *Lactose/kg milk*		Lactose/kg lait à 4 % *Lactose/kg 4 % F.C. milk*	
«Standard»	48,0		48,0	
Holstein (1)	48,6		52,1	
Friesian (2)	44,6	46,4	48,5	50,0
Holstein (3)	46,1		49,4	
Brown Swiss (1)	50,4		50,3	
Brown Swiss (3)	48,0	49,2	49,5	49,9
Ayrshire (1)	46,9		45,9	
Ayrshire (2)	45,7	46,3	47,9	46,8
Ayrshire (3)	46,3		46,5	
Jersey (1)	49,4	48,2	42,0	41,5
Jersey (3)	47,0		41,0	
Guernesey (1)	49,1		41,7	
Guernesey (2)	46,2	47,70	43,0	42,9
Guernesey (3)	47,8		44,0	

(1) Overman et coll. (1929, 1939)
(2) Rowland et Rook (1949)
(3) Reinhart et Nesbitt (1956)

b) Composition des différents constituants du lait

– Composition des protéines

Les progrès des connaissances sur le polymorphisme des principales protéines du lait ont été importants, en France notamment (cf. les travaux de ALLAIS, GAYE, GROSCLAUDE, JOLLES, MERCIER, RIBADEAU-DUMAS...). La mise en relation de ces polymorphismes avec des caractéristiques connues de production et de composition du lait n'a pas encore abouti à des résultats pratiquement utilisables d'un point de vue zootechnique ou nutritionnel (sauf peut-être vis-à-vis de la croissance du jeune qui tête sa mère).

– La composition de la matière grasse

La composition en acides gras de la matière grasse du lait représente une caractéristique importante en raison de son influence sur la qualité organoleptique, technologique (point de fusion) et éventuellement sur son rôle dans l'étiologie des troubles cardiovasculaires des humains.

Plusieurs études ont montré que la composition en acides gras de la matière grasse du lait de la vache était une caractéristique fortement héritable (STULL, BROWN, 1964 ; EDWARDS, KING, YOUSEF, 1973 ; RENNER et KOSMACK, 1974 a, b, c). Les investigations effectuées sur le troupeau expérimental caprin de Palaiseau ont fréquemment permis de mettre en évidence des variations individuelles importantes de la composition en acides gras de la matière grasse du lait ce qui est cohérent avec ce que l'on sait sur l'héritabilité de cette composition. Pour mieux connaître ces variations, et pour tenter de les interpréter physiologiquement, nous avons été amené à les étudier de façon synthétique par analyse statistique multivariate (SAUVANT *et al.*, 1973 ; SAUVANT *et al.* 1981, et résultats non publiés). Les résultats fournis par ces analyses sont très comparables quel que soit le stade de lactation considéré ; ils mettent en évidence des types bien définis de composition en acides gras de la matière grasse du lait traduit (fig. 6) par les corrélations entre les proportions des acides gras et les deux premières composantes principales d'une analyse en composantes principales des variations individuelles. Il en ressort que :

★ la première composante discrimine les animaux suivant le rapport $\frac{L}{C} = \frac{16:0 + 18:0 + 18:1}{8:0 + 10:0 + 12:0}$ de la matière grasse du lait.

Cette variation semblerait traduire l'alternative physiologique que possèdent les animaux pour produire la matière grasse du lait : utilisation des acides gras longs (C16 et C18) issus de l'alimentation et/ou du tissu adipeux ou synthèse mammaire à partir de précurseurs courts en C2 et C4. L'importance et la répétabilité dans le temps de cette composante, que les animaux soient en période de lipomobilisation ou d'anabolisme, et son absence de relation avec les quantités d'aliments ingérés semblent indiquer qu'elle discriminerait des animaux dans leur aptitude à «impliquer» plus ou moins que d'autres leur tissu adipeux dans la production de lait (différences de niveau (homéorhèse ?)). Une comparaison des parentés entre deux groupes de 16 animaux caractérisés par des valeurs maximales ou minimales du rapport L/C nous a permis de constater que ce clivage correspondait à une maximisation de la distance génétique intergroupe et minimisation de la distance intra-groupe (SAUVANT *et al.*, 1981).

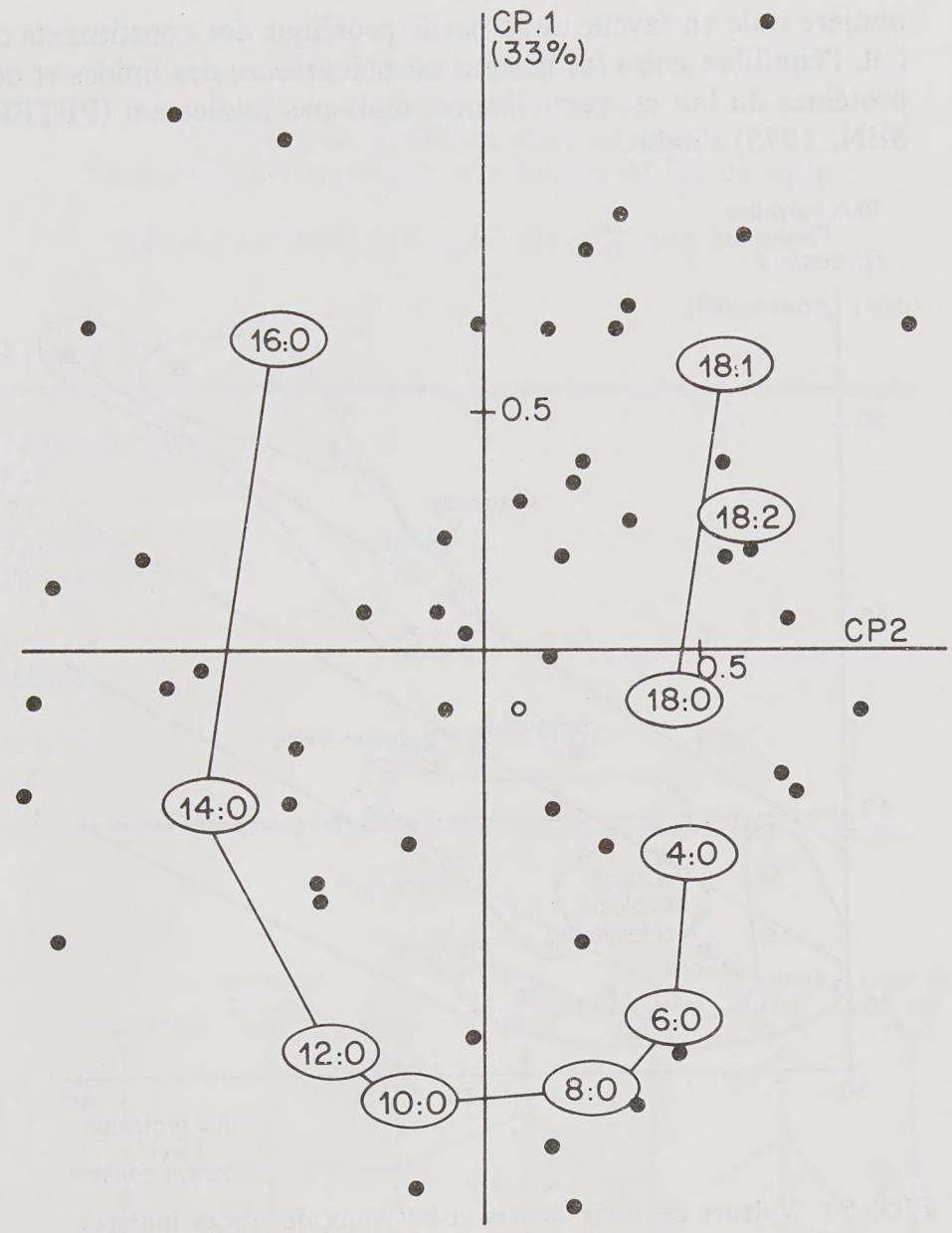


FIG. 6 : Analyse en composantes principales de la composition en acides gras du lait de chèvres en 10e semaine de lactation

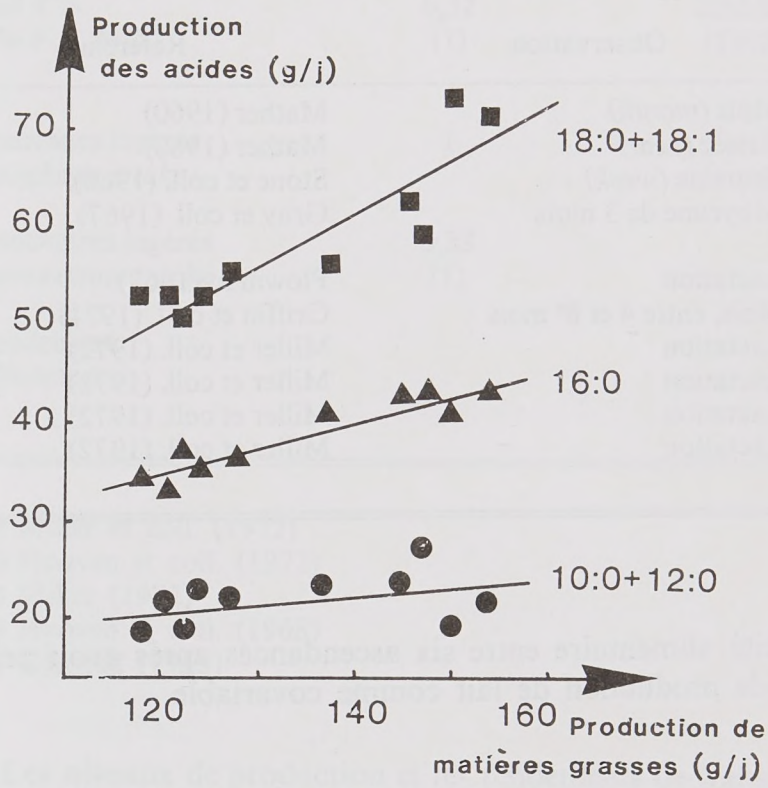
Principal component analysis of the fatty acid composition of goat milk in 10th week lactation

(Sauvant et coll, 1981)

En période de démarrage de lactation, les animaux de type L (valeurs les plus élevées du rapport L/C) ne produisent pas plus de lait brut que ceux du type «C» (rapport L/C faible). Par contre, ils produisent plus de matières grasses et présentent une capacité d'ingestion inférieure ; en conséquence, ils mobilisent plus intensément leurs réserves lipidiques comme le montrent les valeurs des paramètres images de la lipomobilisation (fig. 4). Nous avons remarqué précédemment que les animaux du lot L produisent la même quantité de lait, en exportant moins de lactose et plus de minéraux (fig. 4), c'est-à-dire peut-être en épargnant l'exportation des molécules de glucose (pour éviter une cétogénèse accrue en raison de la plus forte mobilisation ?). Cette variation métabolique individuelle, associée pour partie à un déterminisme génétique, mériterait d'être étudiée plus à fond étant donné qu'elle ressort systématiquement dans toutes les expérimentations réalisées sur chèvres, à d'autres périodes ou bien dans d'autres élevages. Il serait, en outre, intéressant de rechercher dans quelle mesure une telle variation se retrouve chez les vaches et les brebis.

Nous avons déjà eu l'occasion de constater qu'au démarrage de la lactation la teneur en A.G.N.E. du plasma de la chèvre était significativement influencée par l'ascendance paternelle (SAUVANT, MORAND-FEHR, 1977). En outre, ces variations sont positivement liées au taux butyreux, à la production de matières grasses et à la sécrétion des acides gras longs du lait. Ces résul-

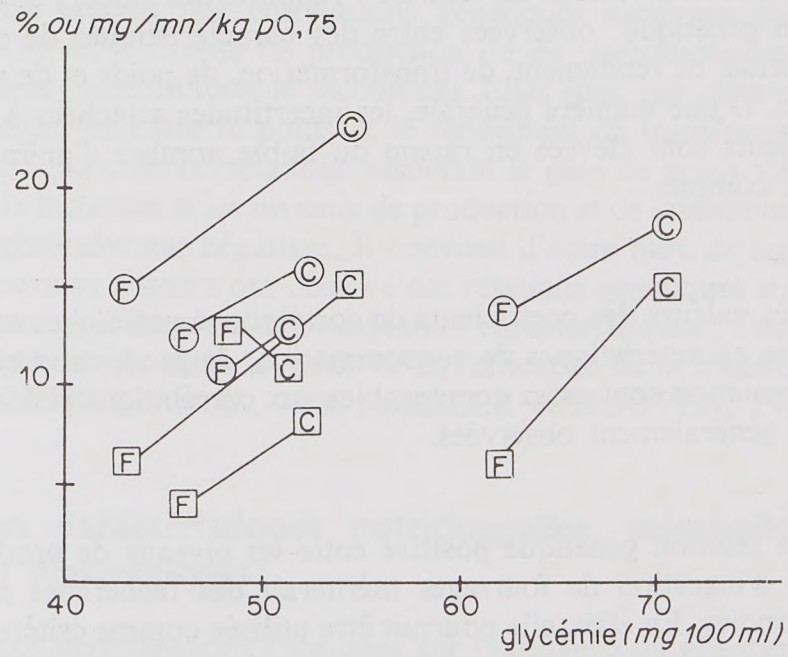
tats montrent au passage que l'accroissement génétique de la production de matières grasses en début de lactation s'effectue essentiellement par un accroissement du prélèvement des acides gras circulants par la mamelle (fig. 7). Dans la mesure où ces acides gras proviennent, à ce moment, presque entièrement du tissu adipeux il semblerait que le gain génétique de la sécrétion des matières grasses en début de lactation soit associé à un rôle d'homéorhèse plus efficace du tissu adipeux ;



*Seconde semaine de lactation, 164 données
Second week of lactation (164 data)

FIG. 7 : Relation "inter-boucs" entre la production de matières grasses et la production de certains acides gras du lait
Between he-goats relationship between production of total fat and some fatty acids

(Sauvant *et al.*, non pub.)



□ Utilisation du glucose (en mg/mn/kg P 0,75)
○ Contribution du glucose au CO_2 produit par l'animal (%)

Glucose utilization. Glucose contribution to excreted CO_2

(1) Chaque couple de points représente un animal recevant un régime riche en foin (F) ou en concentré (C)

Each couple of points corresponds to an animal receiving a diet rich in forage (F) or concentrate (C)

FIG. 8 : Relation entre la glycémie et l'utilisation du glucose chez la vache laitière
Relationship between glycemia and glucose utilization in dairy cow

(Annison, Bickerstaffe, Linzell 1974)

✦ La seconde composante permet de distinguer, parmi les animaux discriminés par la première composante ceux dont la valeur du rapport $\frac{18:0+18:1}{14:0+16:0}$ est est élevée ou faible (fig. 6). Des mesures de composition en A.G. des A.G.N.E. et des triglycérides plasmatiques nous ont montré que cette variation existe déjà au niveau de ces éléments du sang (SAUVANT, CHILLIARD, MORAND-FEHR, non publié).

B. Les caractéristiques d'ingestion et de digestion

1. La capacité d'ingestion

La capacité à consommer de grandes quantités d'aliments est une condition indispensable pour atteindre de hauts niveaux de production. De ce fait, la mesure de la part du déterminisme génétique dans les variations de ce caractère constitue une démarche importante.

Les investigations entreprises en ce sens ont généralement consisté à comparer des groupes de vaches supposées être représentatives de leur race respective. Ainsi, LEGATES *et al.* (1956) ont comparé la consommation de foin de luzerne pour des vaches de race Ayrshire, Guernsey, Jersey et Holstein recevant 40 p. 100 de leur besoin d'entretien sous forme d'aliments concentrés. Dans cette étude les consommations spontanées de foin/kg de poids vif ont été significativement différentes entre les races. MATHER (1960) a passé en revue la bibliographie sur ce thème. Les résultats disponibles montraient que la répétabilité de la consommation du fourrage était d'environ 0,5 d'un mois à l'autre et 0,4 d'une année sur l'autre. Pour situer les variations de valeurs observées de ces paramètres et de l'héritabilité de l'ingestion, les principaux résultats connus ont été rapportés dans le tableau 5. D'une façon générale les quantités ingérées pendant une partie de la lactation sont très corrélées à celles observées pour l'ensemble de la lactation (GRIFFIN *et al.*, 1971 ; HOOVEN *et al.*, 1972). Il nous semblerait cependant important d'analyser plus précisément les variations génétiques de l'ingéré au cours des premières semaines de lactation. En effet, c'est à ce moment que la capacité d'ingestion est la plus limitante et que les facteurs expérimentaux (régime avant et après parturition, âge, poids vif, niveau de production) semblent expliquer le moins les variations des quantités ingérées par les animaux qui dépendent alors beaucoup de facteurs individuels.

2. La capacité digestive

Sur des moutons ingérant du foin, BLAXTER, CLAPPERTON er WAINMAN (1966) n'ont pas pu mettre en évidence de différences inter-race de la digestibilité. Les données sur les écarts de digestibilité entre animaux de même espèce et niveau de production sont assez rares. MATHER (1960) a réalisé une synthèse de la littérature existant à cette date et a estimé que le coefficient de répétabilité de la digestibilité était en moyenne de 0,35 pour les bovins et de 0,37 pour les ovins. A partir des données publiées par l'Institut ROWETT (Feed Evaluation Unit Report, 1975), nous avons mis en évidence un effet individuel significatif correspondant à un C.V. de 4,1 p. 100 de digestibilité. Bien qu'elles soient répétables, les variations inter-animales de la digestibilité de la matière organique des rations sont faibles à apports et besoins comparables. Cette constance peut cependant cacher des différences énormes de la digestion, dans le rumen en particulier, susceptibles de présenter des conséquences métaboliques non négligeables. Un exemple est cité à ce propos (voir plus loin) dans la partie consacrée aux interactions génotype × alimentation.

TABLEAU 5

Valeurs estimées de la répétabilité et de l'héritabilité de la capacité d'ingestion des vaches laitières

Repetability estimated values and heritability of the dairy cows intake capacity

Paramètre	Répétabilité	Héritabilité	Observation	Référence
Fourrages/kg P.V.	0,54		/Mois *(month)*	Mather (1960)
Fourrages/kg P.V.	0,37		/Année *(year)*	Mather (1960)
Fourrages	0,70		/Semaine *(week)*	Stone et coll. (1960)
Fourrages	0,32	{ 0,23 0,90	/Moyenne de 3 mois	Gray et coll. (1967)
Energie ingérée	0,45	0,45	/Lactation	Plowman (1967)
M.S.V.I. *(V.D.M.I.)*	0,71		/Mois, entre 4 et 8^{e} mois	Griffin et coll. (1971)
Fourrages/$P^{0,75}$		0,03	/Lactation	Miller et coll. (1972)
Energie totale		0,42	/Lactation	Miller et coll. (1972)
Fourrage		0,19	/Lactation	Miller et coll. (1972)
Concentré		0,26	/Lactation	Miller et coll. (1972)

TABLEAU 6

Valeurs estimées d'héritabilité du rendement de la transformation des vaches laitières

Estimated values of the dairy cows efficiency heritability

Paramètre	Héritabilité	Référence
Lait 4 %/U.F. ingérées	0,39	Gjelstad (1953)
U.F. /kg beurre	0,40	Venge (1956)
U.F. de production/kg beurre	0,23	Venge (1956)
Lait 4 %/U.F. ingérées	0,48	Mason & coll. (1957)
Lait 4 %/100 U.F. ingérées	0,12	Syrstad (1966)
Lait 4 %/Therms ingérées	0,45	Plowman (1967) d'après Freeman (1975)
T.D.N. /kg lait 4 %	0,20	Gray (1967)
T.D.N. /kg lait 4 %	0,36	Gray (1967)
Lait 4 %/«U.F. ingérées»	0,56	Hooven et coll. (1972)
Lait 4 %/«U.F. ingérées»	0,46	Miller et coll. (1972)
Lait 4 %/«U.F. ingérées»	0,46	Miller et coll. (1972)

3. L'efficience alimentaire

Plusieurs investigations ont tenté de mettre à jour des différences entre races de l'efficience alimentaire. Ainsi, DICKINSON *et al.* (1969) ont observé des différences significatives entre des groupes de vaches de race Ayrshire (57), Brown-Swiss (68) et Holstein (57) du rapport énergie du lait/énergie ingérée. COLLEAU *et al.* (1979) ont fait des observations comparables entre des animaux Holstein, Normands et Holstein × Normands.

Le tableau 6 présente une série d'estimations de l'héritabilité de l'efficience alimentaire pour la production laitière. Ces coefficients d'héritabilité ne sont dans l'ensemble pas négligeables, beaucoup présentent même des valeurs étonnamment élevées. En réalité, dans la mesure où il existe une relation directe entre le niveau de performance et l'efficience alimentaire en raison de la part du besoin d'entretien, la plupart de ces résultats traduisent des différences de niveau de production. Cependant, HOOVEN et MATTHEWS (1958) ont observé des différences significatives de l'efficacité alimentaire entre six ascendances après avoir pris le niveau de production de lait comme covariable.

4. Relations avec les niveaux de production

Les caractéristiques de production, de poids vif, de variation de poids, de consommation ne dépendent en fait pas de sous-ensembles indépendants du génome et traduisent l'existence de gènes pléiotropiques. Elles sont donc généralement corrélées positivement entre elles, ce qui permet de ne pas faire porter l'effort de sélection sur l'ensemble. Le tableau 7 rapporte des valeurs de corrélation génétique observées entre des caractéristiques de consommation, de rendement, de transformation, de poids et de production. D'une manière générale, les incertitudes attachées à ces coefficients sont élevées en raison du faible nombre d'animaux pris en compte.

Les valeurs des coefficients de corrélations génétiques associant les caractéristiques de consommation, de production et de transformation sont assez comparables aux corrélations phénotypiques généralement observées.

La relation génétique positive entre les niveaux de production et d'ingestion de fourrages mériterait des recherches plus approfondies. En effet, elle pourrait être utilisée comme critère de prédiction de la capacité de production pendant des périodes non productives. Ainsi, sur chèvre laitière, le niveau d'ingestion du foin est le critère zootechnique de la fin de gestation qui est le plus corrélé au niveau de production de lait en début ou sur l'ensemble de la lactation.

Il serait également utile d'approfondir l'analyse des causes de variation résiduelle des relations ingestion-production. En effet, une telle démarche, conduite à poids vif comparable, pourrait permettre d'apprécier l'influence du déterminisme génétique vis-à-vis des phénomènes de mobilisation et de reconstitution des réserves corporelles. Elle permettrait également de savoir comment évolue la capacité d'ingestion en fonction de l'accroissement du potentiel de production sous l'effet de la sélection.

TABLEAU 7

Corrélations génétiques entre des paramètres d'ingestion, de production, de poids, de rendement, de transformation

	Fourrages ingérés *Roughage intake*	Energie ingérée *Energy intake*	Rendement *Efficiency*	Poids vif *Live weight*	Gain de poids *Live weight gain*
Lait 4 % *4 % F.C. Milk*	0,32 (1)	0,82 à 0,86 (1) (2) (3)	0,88 à 0,94 (2) (3) (5)	0,29 (5) 0,28 (4) – 0,11 (3)	– 0,77 (3)
Fourrages ingérés *Roughage intake*	1		– 0.11 (1)	0,93 (1)	0,26 (1)
Concentrés ingérés *Concentrate intake*	0,33 (1)		0,90 (1)	– 0,21 (1)	– 0,95 (1)
Rendement *Efficiency*				0,13 (5) – 0,17 (4) – 0,51 (3)	– 0,88 (3)

(1) Miller et coll. (1972)
(2) Hooven et coll. (1972)
(3) Miller (1972)
(4) Hooven et coll. (1968)
(5) Gjelstad (1953)

Les niveaux de production et les rendements de transformation sont généralement hautement et positivement corrélés ce qui est logique en raison des variations de la part des besoins consacrés à l'entretien. Il serait intéressant de calculer cette relation génétique au sein de populations laitières de niveau de production différent. Il est, en effet, vraisemblable qu'elle doit décroître au fur et à mesure de l'élévation du potentiel de production en raison du «plafonnement» du rendement de la transformation.

La plupart des corrélations génétiques mesurées entre le poids vif et le niveau de production ou de consommation sont positives ; surtout dans le second cas. Elles sont, par contre, plutôt négatives entre le poids et le rendement de transformation. D'autre part, les corrélations associant le gain de poids vif pendant la lactation et les niveaux de production et de consommation sont généralement négatives. Il convient d'autre part, de signaler que certains auteurs ont observé des relations génétiques statistiquement non linéaires entre certaines caractéristiques : c'est, par exemple, le cas entre le poids vif et l'efficacité de la transformation (HOOVEN *et al.*, 1968 ; MILLER et HOOVEN, 1969).

C. Les caractéristiques nutritionnelles, métaboliques ou biochimiques

Les investigations focalisées sur l'influence du génotype ou de variations individuelles sur des caractéristiques nutritionnelles et métaboliques ont été conduites, en général, de façon occasionnelle. Pour les caractéristiques biochimiques des protéines, les recherches ont été, par contre, plus systématiques en raison du rôle de marqueur génétique joué par ces paramètres.

1. Caractéristiques nutritionnelles et métaboliques

Les progrès des recherches permettent de réaliser des dosages de certains métabolites dans des substances biologiques (d'origine) corporelles dans le but d'obtenir une image de l'état nutritionnel ou physiologique de l'animal.

Le problème de la composition en acides gras de la matière grasse du lait entre dans cette catégorie, il a été évoqué plus haut. De telles caractéristiques nutritionnelles et métaboliques ont surtout été recherchées au niveau du plasma. Or les paramètres dosés sont souvent sous la dépendance de variations individuelles répétables dans le temps (exemple : tabl. 8). En outre, chez les bovins, ROWLANDS (1974) a pu montrer de très fortes valeurs d'héritabilité de certains composants plasmatiques (tabl. 9) ; DOORNENBAL (1977) et PETERSON *et al.* (1982) ont confirmé ces observations en étudiant les profils plasmatiques de nombre importants d'animaux.

TABLEAU 8

Répétabilité du profil biochimique plasmatique chez la vache laitière

Repetability of the biochemical profile in dairy cows

(Peterson, Waldern, 1981)

Paramètre	Répétabilité
Ca	0,12
P	0,20
Urée	0,30
Cholestérol	0,20
Glucose	0,14
Créatinine	0,71
Albumine	0,36
Phosphatase A.	0,74
L.D.H.	0,34
S.G.O.T.	0,22

Ces variations individuelles et génétiques peuvent, par exemple, traduire des différences de niveau d'activité de mécanisme de transport. Elles demandent à être interprétées avec une grande prudence car elles ne veulent éventuellement rien dire quant à l'état nutritionnel supposé ou bien certaines aptitudes

nutritionnelles ou physiologiques particulières des animaux. Ces aspects s'ajoutent à d'autres éléments évoqués par ailleurs (BAS ; 1980; SAUVANT, 1980) pour limiter sérieusement l'intérêt pratique des profils métaboliques en tant qu'outil de diagnostic individuel. Quelques exemples vont permettre de situer les limites ou l'intérêt de cette démarche.

TABLEAU 9

Héritabilité de la teneur plasmatique en certains composants chez les bovins

Heritability of some plasma nutrients in cattle

(Rowlands, 1974)

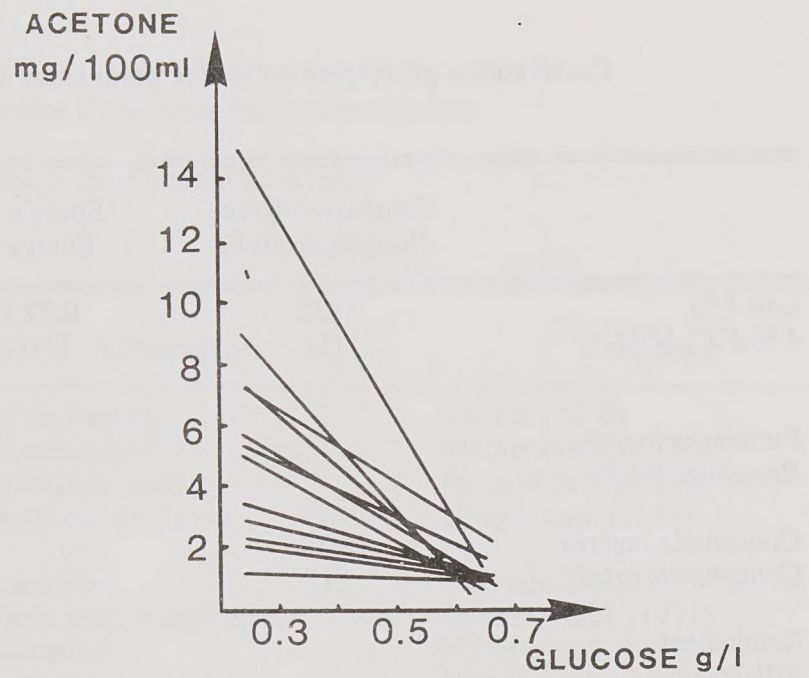
Composants *Constituent*	Coefficient d'héritabilité *Heritability coefficient*
Glucose	0,7
Hémoglobine	0,9
Albumine	0,3
P	0,3
K	0,4

★ La figure 8 montre que pour des glycémies très différentes des vaches présentent le même niveau d'utilisation du glucose.

★ La figure 9 issue des travaux de COULON (1981) montrent que pour une même glycémie, le niveau d'accumulation des corps cétoniques peut être extrêmement variable d'un animal à l'autre.

★ Chez les vaches laitières, les teneurs en P et Ca du plasma ne sont pas de bon prédicteur des risques de fièvre vitulaire, pourtant des différences de susceptibilité entre races ont été plusieurs fois enregistrées. Ainsi, les animaux de race Jersey sont plus sensibles que les autres aux accidents de fièvre vitulaire (MILLER, 1970 ; HENRICSON *et al.*, 1975). Par ailleurs, MILLER (1971) a montré qu'une certaine proportion des veaux de race Pie noire frisonne présentait des risques de carence de zinc, sans zincémie anormale et malgré un niveau d'apport normal : un arrêt de l'évolution des signes de carence peut être obtenu par une surcharge alimentaire en zinc.

Un cas de profil métabolique variable avec le génotype fait cependant exception ; il s'agit de l'étude de l'influence du génotype sur des caractéristiques et des besoins nutritionnels et de teneurs plasmatiques dans le cas du cuivre chez des races ovines britanniques (travaux de WIENER *et al.*). Cet auteur a débuté ses investigations à partir de l'observation de différences de sensibilité raciale à l'ataxie enzootique des agneaux. WIENER et ses collaborateurs (WIENER, 1978) ont montré une hérédité de type additive de cette sensibilité et des caractéristiques connues associées : concentration en cuivre plus faible dans le plasma, le foie et le cerveau des races sensibles. Ces variations sont, en outre, associées à des types différents d'hémoglobine et plusieurs investigations (WIENER *et al.*, 1978 ; HERBERT *et al.*, 1978) semblent indiquer que l'aptitude à absorber le cuivre est la principale caractéristique qui discrimine les races considérées. Dans la mesure où les problèmes rencontrés se résolvent par un apport supplémentaire de cuivre, on peut admettre que le génotype influence le niveau des besoins nutritionnels en cuivre de ces animaux.



* Chaque régression correspond à plusieurs mesures sur un animal
Each regression corresponds to several measurements on one animal

FIG. 9 : Variations individuelles de la relation acétonémie-glycémie chez la vache laitière

Individual variations of the relationship between acetonemia and glycemia in dairy cow

(Coulon, Journet 1981)

Les variations génotypes des caractéristiques nutritionnelles et métaboliques présentent de l'intérêt dans la mesure où elles sont corrélées à des caractéristiques zootechniques présentant une signification économique. L'étude des corrélations génétiques entre des éléments du profil biochimique plasmatique et des caractéristiques de production fournit quelques résultats intéressants, souvent inexpliqués d'un point de vue métabolique, mais incitatifs pour poursuivre les recherches dans cette voie. Ainsi, TILAKARAINE *et al.* (1980) ont observé des différences significatives dans les teneurs en urée, protéines et acides gras libres plasmatiques de taureaux indexés favorablement ou non ; d'autre part, PETERSON *et al.* (1982) ont calculé des corrélations génétiques respectives de -0.94, -0.60, 0.57 entre la teneur en phosphatase alcaline, créatinine et potassium du plasma et le niveau de production du lait.

De telles relations peuvent présenter un intérêt comme aide à la sélection (analyses sur les animaux mâles ou sur les femelles en croissance). Il convient cependant de s'interroger sur l'intêret à terme de ce type de prédicteur dans la mesure où la sélection sur de tels critères métaboliques, vraisemblablement gérés par des systèmes génétiques simples, aboutit peut-être rapidement à les emprisonner dans des plages de variation très étroites pour des raisons d'homéostase, et, de ce fait, à des corrélations génétiques faibles avec le niveau de production de lait.

2. *Caractéristiques d'utilisation et des besoins en énergie : les variations du besoin d'entretien*

VAN ES (1961) a regroupé l'information disponible sur les variations individuelles du besoin énergétique d'entretien. L'interprétation de ces données l'a amené à conclure que ce besoin présentait un coefficient de variation inter-animal de l'ordre de 5-10 p. 100. Il n'a cependant pas été recherché, à notre connaissance, d'influence du génotype sur cette variation du besoin énergétique qui n'est pas forcément négligeable. En effet, un coefficient de variation de 10 p. 100 suppose que le besoin énergétique d'entretien des vaches de 600 kg peut se situer dans une plage de varia-

tion de 2 U.F.L. d'amplitude. Il serait utile de chercher à relier ces variations à d'autres caractéristiques mesurées sur les animaux (composition corporelle, paramètres nutritionnels et hormonaux, «tempérament»...) et d'en apprécier la part due à l'hérédité.

3. Les caractéristiques biochimiques des protéines

Elle concerne les éléments biochimiques qui sont le reflet strict de l'action d'une partie du génome ; il s'agit des groupes sanguins et des polymorphismes protéiques. Ces particularités structurales des protéines sont utilisées comme «marqueur». Il est logique de rechercher des liaisons entre l'expression de ces gènes et des caractéristiques physiologiques et de production ou de composition du lait.

LHERMINIER (1969) rapporte un vaste ensemble d'analyses effectuées dans le cadre du testage de taureaux frisons, normands et montbéliards. Quelques relations significatives sont apparues entre des groupes sanguins et des caractéristiques de production. Cependant, pour un même système, les corrélations s'inversent parfois d'une race à l'autre, voire à l'intérieur d'une même race entre deux fonds génétiques différents.

D'une façon générale, les études conduites sur des marqueurs génétiques n'ont pas encore abouti à des relations précises avec les performances laitières. A cette absence de relation et surtout aux résultats contradictoires souvent observés malgré une large sécurité statistique, LHERMINIER (1969) avance trois explications principales :

- des remaniements chromosomiques modifient les relations entre les gènes et, de ce fait, les corrélations que l'on peut observer au niveau phénotypique ;

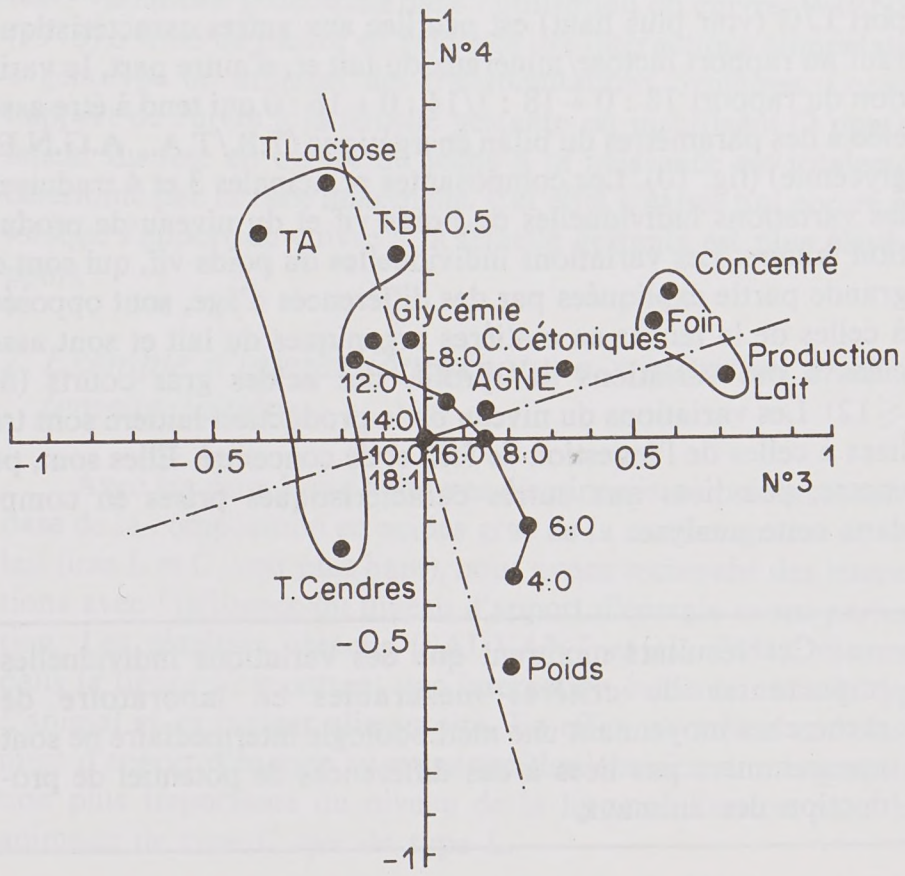
- l'effet d'un gène dépend beaucoup de ceux qui l'entourent, de ce fait, d'un «fond» génétique à un autre, il est possible de constater des effets inverses pour un même gène ;

- l'effet d'un gène dépend également de conditions du milieu dans la mesure où ces deux éléments agissent sur l'équilibre physiologique de l'animal.

Les résultats les plus probants concernent vraisemblablement le polymorphisme protéique de la transferrine du plasma. Il semble, en effet, qu'environ 2 p. 100 des variations des potentiels de production laitière peuvent être expliquées par ce polymorphisme (ASHTON, HEWETTSON, 1969 ; KIDDY *et al.*, 1975). L'allèle rare E (f = 0,03) de la transferrine semble être associé à un niveau de production plus faible alors que les allèles D sont en général associés à une meilleure production que les allèles A. A partir d'études conduites sur des animaux africander, OSTERHOFF et NEETHLING (1969) ont conclu que les homozygotes E.E. pourraient présenter un besoin d'entretien plus élevé mais une meilleur résistance à différents stress.

4. Exemple d'étude de relations inter-individuelles entre les différentes caractéristiques nutritionnelles et de production et de composition du lait

Cette étude a été faite sur 56 chèvres de l'élevage expérimental de l'I.N.A. P.G. à partir des principales caractéristiques zootechniques, nutritionnelles et de composition du lait. Pour bien faire ressortir les variations individuelles répétables dans le temps, les caractéristiques ont été mesurées en 4ème, 10ème et 18ème semaines de lactation et les résultats ont été analysés par analyse en composantes principales de la matrice des corrélations intra-temps (fig. 10 et 11).

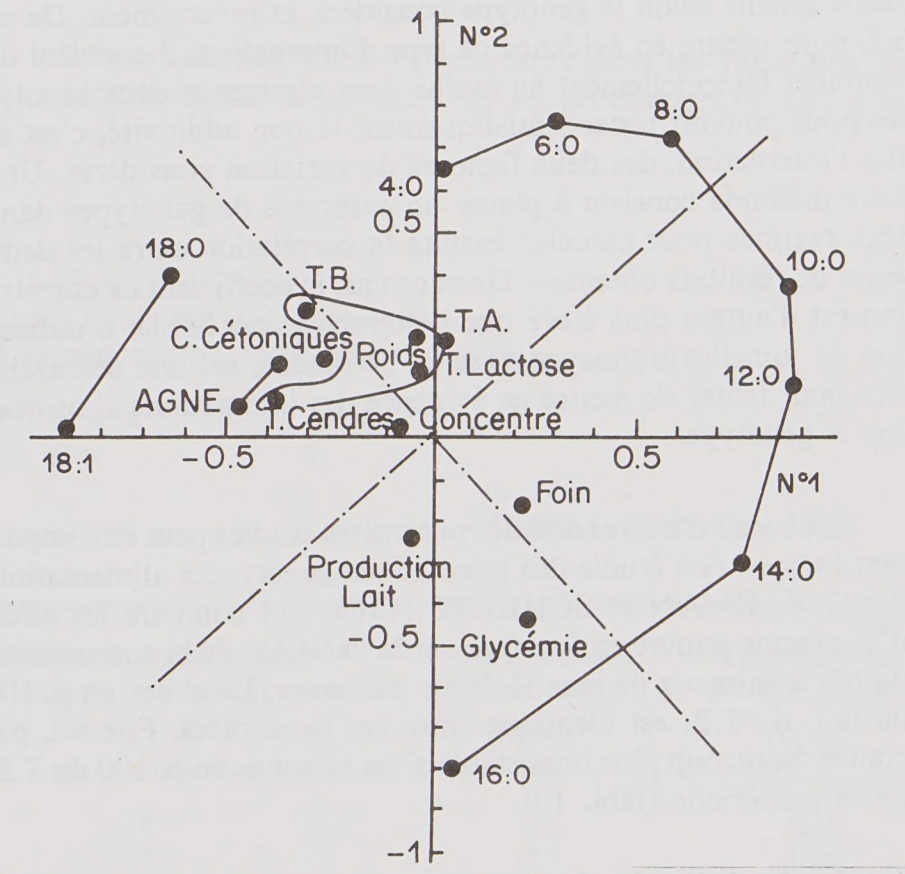


* Composantes N^{os} 3 et 4 de la matrice des corrélations intra-temps obtenue sur 56 chèvres en 4^{e}, 10^{e} et 18^{e} semaine de lactation

FIG. 10 : Analyse en composantes principales de variations individuelles chez la chèvre en lactation

Principal components analysis of the individual variations of the lactating goat

(Sauvant et Coll., non pub.)



* Composantes N^{os} 1 et 2 de la matrice des corrélations intra-temps obtenue sur 56 chèvres en 4^{e}, 10^{e} et 18^{e} semaine de lactation

FIG. 11 : Analyse en composantes principales de variations individuelles chez la chèvre en lactation

Principal components analysis of the individual variations in lactating goat

(Sauvant et Coll., non pub.)

Les deux premières composantes traduisent essentiellement les variations déjà évoquées : d'une part, la variation selon le rapport L/C (voir plus haut) est peu liée aux autres caractéristiques sauf au rapport lactose/minéraux du lait et, d'autre part, la variation du rapport 18 : 0 + 18 : 1/14 : 0 + 16 : 0 qui tend à être associée à des paramètres du bilan énergétique (T.B./T.A., A.G.N.E./glycémie) (fig. 10). Les composantes principales 3 et 4 traduisent les variations individuelles du poids vif et du niveau de production laitière. Les variations individuelles du poids vif, qui sont en grande partie expliquées par des différences d'âge, sont opposées à celles de la teneur en matières organiques du lait et sont associées à des variations du «profil» des acides gras courts (nC $\leqslant$ 12). Les variations du niveau de la production laitière sont très liées à celles de l'ingestion de foin et de concentré. Elles sont, par contre, peu liées aux autres caractéristiques prises en compte dans cette analyse.

Ces résultats montrent que des variations individuelles importantes de critères mesurables en laboratoire de recherches moyennant une méthodologie intermédiaire ne sont apparemment pas liées à des différences de potentiel de production des animaux.

IV. Les interactions génotype-alimentation

A. Etudes zootechniques

Il y a interaction alimentation-génotype à partir du moment où différents régimes alimentaires ne se classent pas suivant la même échelle selon le génotype considéré, et inversement. De ce fait, pour mettre en évidence ce type d'interaction, il convient de combiner factoriellement au moins deux régimes et deux génotypes pour pouvoir tester statistiquement la non additivité, c'est-à-dire l'interaction, des deux facteurs de variation considérés. Une autre méthode consiste à placer un ensemble de génotypes dans deux régimes pour calculer ensuite la corrélation entre les deux séries de résultats obtenues. Dans ce cas, le coefficient de corrélation est d'autant plus élevé que l'interaction est faible. L'utilisation de jumelles monozygotes selon ce modèle est une démarche sûre pour tenter de mettre en évidence des interactions alimentation × génotype.

Le mode d'expression des paramètes étudiés peut être important lorsque l'on étudie des interactions génotype x alimentation. Ainsi, VARMAN et SCHULTZ (1968) ont comparé les effets d'une ration pauvre en fourrage sur la variation de la composition du lait d'animaux de race Holstein ou Jersey. La chute, en p. 100 du lait, du T.B. est identique entre ces deux races. Elle est, par contre, beaucoup plus importante si on raisonne en p. 100 du T.B. de la prépériode (tabl. 10).

1. Etude à l'aide de jumeaux monozygotes

Dans les expérimentations conduites avec des jumeaux monozygotes, lorsque le facteur alimentaire a été suffisamment bien isolé (BONNIER, HANSSON et SKJERVOLD, 1948 ; HANCOCK, 1953 ; BRUMBY et HANCOCK, 1956 ; RINDSIG et FREEMAN, 1973 ; JOHANSSON et RENDEL, 1971), il n'a pas été possible de mettre en évidence des interactions entre génotype et alimentation. Des interactions ont été par contre mises en évidence lorsque, par exemple, un effet traite était confondu à l'influence du régime alimentaire (BRUMBY, 1961). D'autre part, bon nombre d'expérimentations conduites avec des vraies jumelles sont biaisées par «l'effet contemporain» qui est confondu avec la variance entre paires (WATSON, 1960).

TABLEAU 10

Comparaison de la réponse de deux races à une même ration pauvre en fourrages

Comparison between two breeds of the response to a same low roughage diet

(Varman, Schultz, 1968)

Race *Breed*	Variation du T.B. *Fat content variation* (%)	Variation du T.A. *Protein content variation* (%)
Holstein	– 1,10	+ 0,99
Jersey	– 1,05	+ 0,65

★ Différences non significatives *(non signifiant differences)*
★ Valeurs de la prépériode *(values of the pre-period)*

	T.B.	T.A.
Holstein	3,3	3,0
Jersey	5,3	4,0

2. Etudes sans utilisation de jumeaux monozygotes

Des investigations ont également été conduites sans utiliser des jumeaux monozygotes, mais en testant un effet race ou ascendance paternelle intra-race. Ainsi, RICHARDSON *et al.* (1971) ont étudié la descendance de 13 taureaux de race Jersey sur 228 filles réparties entre des rations de fourrages seuls ou de fourrages + aliments concentrés. L'interaction père x régime a été significative au niveau de 10 p. 100, elle était causée par le comportement particulier de 3 taureaux et n'expliquait en fait que 4 p. 100 de la variation totale. FREEMAN (1975) rapporte l'existence de deux expérimentations conduites suivant le même plan expérimental que la précédente. L'interaction père x régime a été significative pour la production laitière dans la première expérience mais pas dans la seconde. Dans les deux cas, les variations entre pères ont été plus grandes pour les régimes plus riches en énergie (fourrages + concentrés), ce qui semblerait indiquer que la variation génétique s'exprime mieux sur des régimes couvrant mieux les besoins énergétiques des animaux.

Pour les comparaisons inter-races, OLDENBROEK (1979) n'a pas pu mettre en évidence de différences entre trois races (Holstein, Hollandaises Frisonne et Pie Rouge) pour le niveau d'ingestion du fourrage, la valeur et le coefficient de substitution fourrage-concentré.

3. Etude de «terrain»

Des études de terrain effectuées, en général, à l'occasion du testage de taureaux, réalisées essentiellement à partir des résultats du contrôle laitier et de la gestion technique, ont tenté de mettre en évidence l'existence d'interaction génotype-alimentation. Ainsi, WIGGANS et VAN VLECK (1978) ont analysé les corrélations inter-taureaux dans 10 élevages séparés par des écarts

assez importants (pour les U.S.A.) du niveau d'apport des aliments concentrés. Les résultats montrent que le classement des taureaux reste le même entre les différents élevages. Ce résultat va dans le sens de ceux qui ont été obtenus le plus fréquemment dans les études comparables effectuées aux Etats-Unis, en France et vraisemblablement dans d'autres pays ; ils montrent que les interactions génotype-environnement (part de l'alimentation ?) sont trop faibles pour pouvoir être prises en compte au moment du choix des reproducteurs. Cependant, BONAITI et BERTAUDIERE (1982) ont souligné que cette interaction existait dans la mesure où l'augmentation de production liée au choix d'un taureau améliorateur était plus marquée dans des conditions de milieu favorables.

B. Etudes nutritionnelles en élevage expérimental

Dans ce secteur, les informations disponibles sur des ruminants laitiers concernent principalement la diversité de la réponse d'individualités à un changement de régime alimentaire.

1. Exemples de la diversité des réponses individuelles

★ L'apport d'un même régime riche en aliments concentrés n'entraîne pas systématiquement le syndrome de chute du taux butyreux. Dans ce cas, SUTTON (1970) et LATHAM (1974) ont remarqué que les animaux qui maintenaient leur taux butyreux étaient ceux qui maintenaient également un niveau élevé de fermentation butyrique dans la panse (tabl.11). Ces derniers présentent cependant le syndrome de chute du T.B. lorsque la ration est encore plus concentrée (tabl. 11).

★ La figure 8 montre que l'enrichissement d'un régime alimentaire avec des aliments concentrés accroît en moyenne l'utilisation du glucose et son oxydation par l'organisme d'une vache laitière. Cette figure fait, par contre, bien ressortir le cas d'un animal qui est beauxoup moins sensible que les autres à ce changement de régime alimentaire.

★ Travaillant sur différentes races ovines connues pour leurs variations génétiques dans l'utilisation du cuivre, WIENER (1978) a tenté de mettre en évidence des interactions alimentation x génotype en utilisant des transplantations ovulaires. Lorsque l'apport de cuivre à la femelle gestante est insuffisant (2 ppm) la teneur du foie en cuivre du jeune à la naissance est totalement déterminé par la race maternelle. Cet effet n'existe par contre pas lorsque l'apport de cuivre à la femelle gestante est plus élevé (8 ppm).

2. Exemple d'interaction génotype × nutrition chez la femelle laitière

Avec les deux lots de chèvres discriminés au préalable sur la base de la composition en acides gras de la matière grasse de leur lait (lots L et C, voir plus haut), nous avons recherché des interactions avec l'influence du niveau d'apport d'énergie avant parturition. Les résultats obtenus (SAUVANT *et al.*, 1981), résumés dans la figure 12 montrent une interaction évidente entre le type d'animal et ce facteur alimentaire. En effet, un même accroissement d'apport d'énergie avant parturition entraîne une augmentation plus importante du niveau de la lipomobilisation pour les animaux de type C que de type L.

Tout se passe donc comme si les animaux de type L, qui présentent un niveau moyen de lipomobilisation plus élevé, même en phase descendante de lactation (voir plus haut) semblent être moins aptes que ceux du lot C à tirer profit de l'énergie supplémentaire apportée en fin de gestation.

V. Conclusions

La part du déterminisme génétique dans les variations des caractéristiques de composition et de production du lait a été

TABLEAU 11

Variations individuelles des réponses des fermentations ruminales et du taux butyreux du lait chez des vaches recevant des régimes de plus en plus pauvres en fourrages grossiers

Individual variations of ruminal fermentation and milk fat content in cows receiving low roughage diets

(D'après Latham *et al.*, 1974)

Ration (1)	Vache/ *Cow* N°	A.G.V. du rumen (% molaire) *Rumen volatile fatty acids (% mol)* C2	C3	C4	Acide lactique *lactic acid* (MM/L)	Taux butyreux *Milk fat content* (G/kg)
8 kg de foin 10 kg de concentré	1	62	18	16	0,2	33,2
	2	64	17	16	0,5	36,6
1 kg de foin 6 kg de concentré 4 kg de maïs floconné	1	46	40	7	6,8	15,7
	2	50	23	21	6,5	43,3
Ration très riche en maïs floconné et pauvre en foin	2	44	39	10	1,1	17,9

(1) Foin : *hay* ; concentré : *concentrate* ; maïs floconné : *flaked maize*

quantifiée par différents auteurs. Par contre, l'étude des interrelations entre la physiologie, la nutrition et le génotype des fortes productrices de lait n'a pas encore fait l'objet de recherches systématiques, peut-être en raison des distances qui séparent ces disciplines et les équipes de recherches qui y sont engagées.

A partir de cette communication, qui n'a pas la prétention d'avoir traité exhaustivement le problème, différentes conclusions, suggestions de travail ou de modèle de raisonnement, peuvent être envisagées :

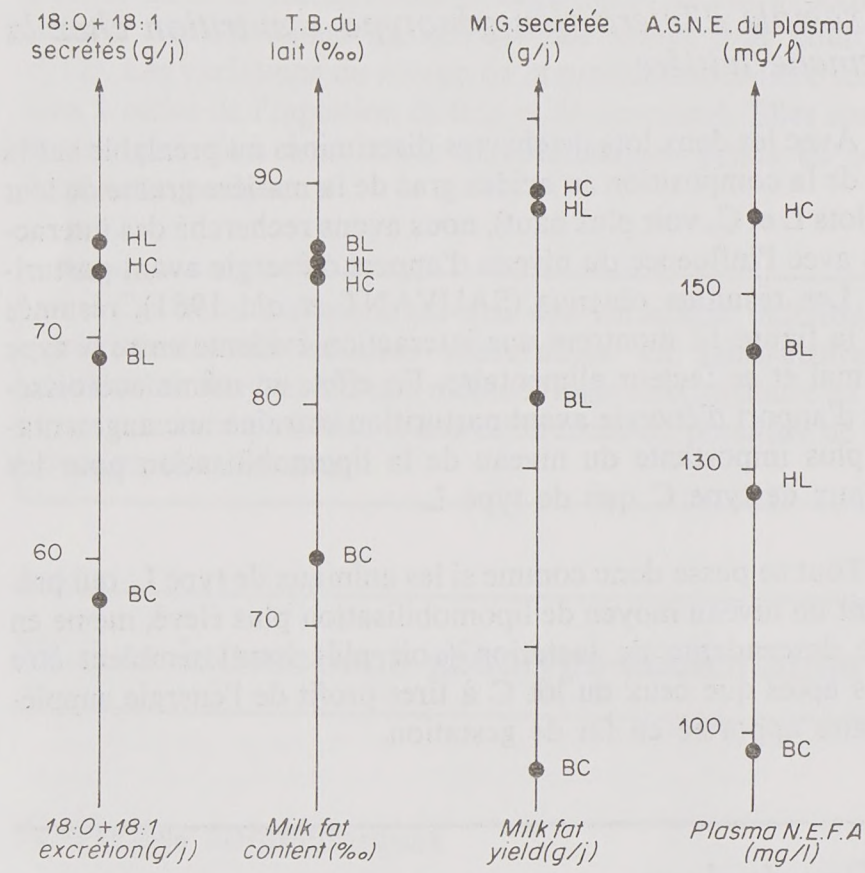


FIG. 12 : Variations, en première semaine de lactation, des paramètres représentatifs de la lipomobilisation en fonction du type d'animal (L, C) et du niveau d'apport d'énergie avant mise bas (H, B)

Variations, in first week of lactation, of lipomobilization criteria in function of the kind of animal (L or C) and energy feeding level before parturition (H = High ; B = Low)

(Sauvant et coll., 1981)

A. L'amélioration des connaissances sur les variations individuelles

Les variations individuelles de nature nutritionnelle ou métabolique sont généralement très importantes, plus au niveau des maillons intermédiaires que des rendements globaux. Ces variations n'ont jusqu'à présent pour ainsi dire pas été étudiées en tant que telles. Il serait donc utile d'en faire un recensement systématique, de les typer et d'en rechercher la part liée au génotype ainsi que la signification zootechnique. Ces investigations devraient, en outre, être l'occasion de créer des collaborations intéressantes entre spécialistes de nutrition, d'endocrinologie et de génétique animale.

B. L'amélioration des connaissances sur la part du déterminisme génétique dans les paramètres alimentaires ou nutritionnels importants

Les informations relatives à l'influence du génotype sur les variations de la production et de la composition du lait sont assez bien connues, par contre, peu de travaux ont été consacrés à l'influence du génotype sur la capacité d'ingestion et on ne connaît en outre pas bien la relation génétique associant capacité d'ingestion et le potentiel de production laitière. La même remarque concerne la capacité digestive des animaux. D'une façon plus synthétique, il serait souhaitable d'établir les liaisons génétiques entre les grandes fonctions métaboliques ou équilibres concourant à la production de lait.

C. La nécessité de travail en génétique par périodes d'états physiologiques et nutritionnels homogènes

Les investigations d'ordre génétique ont généralement travaillé sur des lactations entières. Il serait peut-être intéressant de travailler au niveau de sous-périodes de lactation. En effet, il est vraisemblable que différents facteurs limitants potentiels de la production se succèdent au cours d'une lactation. De ce fait, une approche par période permettrait peut-être de mieux hiérarchiser ces facteurs limitants, c'est-à-dire les composantes du rendement laitier des animaux.

D. Quel modèle de raisonnement des relations génotypes-nutrition ?

La fonction de production de lait peut être perçue comme le résultat de l'action de 4 sous-ensembles du génome gérant chacun d'eux la filière des fonctions associées à l'excrétion par la mamelle des quatre substances «base» du lait : les lipides, les protéines, le lactose et les minéraux. Chacun de ses sous-ensembles de gènes assume pour sa "filière" la gestion de la relation métabolisme mammaire-métabolisme général, digestion-ingestion en orchestrant, en particulier par l'intermédiaire des équilibres hormonaux, les phénomènes d'homéorhèse tout en respectant des contraintes d'homéostase. Ces quatre ensembles sont plus ou moins imbriqués les uns dans les autres, l'intersection correspondant à des effets pléiotropiques, le contraire correspondant à des effets indépendants. Chacun des quatre ensembles peut par ailleurs être partitionné en sous-ensembles plus homogènes. Ainsi, au sein de l'ensemble de gènes assurant la gestion de la "filière" qui concoure à la sécrétion des matières grasses, on peut distinguer :

– le sous-ensemble assurant la sécrétion des acides gras moyens et longs (principalement 16 et 18 atomes de carbone) qui peut lui même être divisé en plusieurs sous-ensembles selon l'origine alimentaire ou endogène (tissu adipeux) des acides gras,

– le sous-ensemble assurant la sécrétion des acides gras courts et moyens (4 à 16 atomes de carbone) qui est vraisemblablement partiellement confondu à celui qui aboutit à la sécrétion de lactose (si on se réfère au parallélisme associant ces deux types de sécrétion).

En outre, certains éléments du génome interviennent pour préserver une harmonisation entre ces deux sous-ensembles de manière à ce qu'ils fonctionnent en complémentarité : ainsi l'activité de synthèse mammaire des acides gras courts et moyens est partiellement inhibée dès que la disponibilité en acides gras à 18 atomes de carbone est importante dans la cellule sécrétrice.

Un tel modèle peut apparaître très complexe et multiple, en accord avec l'opinion couramment admise que la production de

lait dépend de l'action d'un nombre important de gènes. En fait, comme l'a suggéré ROBERTSON, il est possible que le nombre de loci les plus déterminants, c'est-à-dire capables d'expliquer 80-90 p. 100 des variations du niveau de la production de lait, soit en réalité beaucoup plus faibles. Les recherches en nutrition permettent de fournir quelques arguments allant dans ce sens :

– il n'y a pas de liaison génétique évidente entre le niveau de production de lait et de ses constituants et presque tous les paramètres métaboliques et les polymorphismes biochimiques considérés jusqu'alors ;

– le niveau de production de lait est largement déterminé par le niveau de sécrétion du lactose qui dépend apparemment de l'activité de synthèse des cellules, mais fondamentalement de la disponibilité en glucose de l'organisme. L'animal haut producteur est donc notamment celui dont l'organisme est intrinsèquement capable de s'assurer, en début de lactation, une disponibilité importante en glucose grâce à une néoglucogénèse efficace (?). Si cette hypothèse est vraie, il est imaginable que le nombre de loci les plus déterminants de la production de lait soit moins élevé qu'on ne le pensait ;

– un nombre limité de gènes peut, par le biais des équilibres hormonaux, agir sur plusieurs filières simultanées. Cette possibilité, classée dans les effets pléiotropiques déjà évoqués, assure une harmonisation entre les processus de synthèse des constituants du lait.

Dans l'optique de ce modèle, il faudrait peut-être revoir la façon suivant laquelle on interprète généralement les résultats de production et de composition du lait et, par exemple, revenir toujours à la notion de filière, présentant des niveaux d'activités positivement corrélées, sans oublier cependant que les filières organiques peuvent présenter une certaine indépendance de niveau d'activité (d'où les variations des taux en fonction de certains facteurs extrinsèques).

E. Les interactions génétique x alimentation

Les études visant à étudier les relations entre le génotype et l'alimentation n'ont en majorité pas mis en évidence d'interactions entre ces deux facteurs. Cependant, la plupart des travaux publiés sur ce sujet sont déjà assez anciens et ont abordé le problème d'une façon très synthétique, en travaillant, par exemple, au niveau de la production totale de lait. Dans ce secteur, les connaissances demanderaient à être approfondies au moyen d'approches analytiques par période de production et par filière de composant. En effet, les premiers sondages effectués montrent que des interactions plus nettes peuvent alors apparaître. Cette phase analytique peut seule permettre d'interpréter l'absence ou l'existence d'interaction génétique × alimentation en production laitière.

En raison de la grande diversité des systèmes alimentaires et des races laitières qui s'y trouvent, il semble que la France devrait être un lieu de recherches intense sur les interactions génotype × alimentation, du moins dans une stratégie de développement agricole dans la diversité.

Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production
Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. 1983 (53) 117-121

Réflexions sur l'étiopathogénie des maladies de la nutrition

D. SAUVANT*, Y. SOYEUX**, Y. CHILLIARD***

* *INA PG, Département des Sciences animales*
** *Ecole Nationale vétérinaire d'Alfort*
*** *Laboratoire de la Production laitière*

Résumé

Le descriptif classique des maladies de la nutrition des vaches hautes productrices a été l'objet de synthèses récentes. Les auteurs se sont donc attachés à souligner la trame commune de réflexion au sujet de ces dysfonctionnements. Pour cela, les relations essentielles entre les mécanismes impliqués (élimination, stockage, néosynthèse de nutriments, d'une part, régulations homéostasique et homéorhétique d'autre part) ont été décrites.

Summary

Reflexions on production disease etiopathogeny

The classical description of the high yielding cows productiondiseasesis available in recent reviews. Authors have consequently focused the communication on the general methods of reflexion which concern these diseases. According to this aim, the main relationships between the implicated mechanims (elimination, storage, neosynthesis, from one side, homeostasic and homeorhetic regulation, from the other side) are described.

I. Introduction

Au cours des derniers mois ou des dernières années, de nombreux articles de synthèse ont été réalisés sur la pathologie nutritionnelle plus ou moins associée, dans l'esprit de beaucoup, à l'élévation du potentiel de production des animaux. Citons pour mémoire :

- la cétose, la stéatose et le syndrome «vache grasse»,
- le syndrome vitulaire,
- l'acidose.

Pour cette communication, nous n'avons pas cherché à faire une synthèse de plus, mais nous avons tenté de mettre en place une trame commune de réflexion sur quelques mécanismes universels permettant d'expliquer l'association entre l'élévation du niveau de production et l'accroissement de la fréquence ou de la gravité des maladies nutritionnelles chez la vache laitière à haut niveau de production. Nous avons privilégié l'animal lui-même plutôt que sa ration en restant bien conscients de l'existence des interrelations étroites qui lient ces deux entités.

II. Les voies de l'utilisation des nutriments impliquées dans les troubles nutritionnels

Les maladies nutritionnelles ont pour origine un défaut d'ajustement entre les apports et les besoins en nutriments. Les

troubles sont très distincts suivant le nutriment et/ou le métabolisme impliqué ; ces différences sont principalement dues aux variations des possibilités *d'élimination*, *de stockage* et de *néosynthèse* des nutriments. La figure 1 présente le diagramme général de la pathogénie des «maladies de production» en relation avec ces trois principales fonctions métaboliques. Dans un but de simplification, ce diagramme décrit des situations extrêmes, en réalité un même nutriment peut y touver sa place en plusieurs endroits. Cependant, la répartition de l'utilisation d'un nutriment entre ces différentes voies, est très différente d'un métabolite à l'autre.

Un apport trop important d'un nutriment entrane un processus d'élimination ou d'accumulation. Cette élimination peut intervenir en maintenant intact le métabolite considéré (exemple des minéraux) ou bien en le métabolisant en partie ou totalement dans un but de récupération d'énergie (exemple des acides aminés) ou de détoxification (exemple de l'ammoniac). Dans le cas de l'accumulation, deux situations se présentent : la première résulte d'une élimination insuffisante ou de la transformation métabolique d'un nutriment pour lequel il n'existe pas de structure spécifique de mise en réserve ; dans ce cas, le nutriment ou le métabolite a généralement un effet néfaste et des phénomènes de toxicité peuvent apparatre ; c'est par exemple le cas avec l'ammoniac ou les corps cétoniques. La seconde situation concerne les nutriments pour lesquels l'organisme animal possède des structures spécifiques de mise en réserve ; dans ce cas, il importe de savoir si les substances ou les éléments peuvent être stockés sous leur forme métabolique active. Par exemple, les lipides, le phosphore ou le calcium sont stockés respectivement dans le tissu adipeux et le squelette sans transformation ; à l'inverse, le glucose se trouve converti en lipides de telle sorte que son énergie n'est plus disponible sous la forme de molécules gluco-formatrices.

Une carence en un nutriment peut être compensée par la mobilisation des réserves accumulées par l'organisme. Dans ce cas, l'animal peut tolérer des périodes de bilan négatif. Ce phénomène d'adaptation peut être très efficace, en particulier à propos des lipides. Cependant, cette mobilisation peut être associée à des troubles métaboliques pour plusieurs raisons :

– un niveau trop accentué de la mobilisation d'un nutriment, ce qui peut conduire à des troubles par excès (stéatose hépatique, accumulation de corps cétoniques...).

– une distorsion entre le potentiel de mobilisation des réserves, les besoins correspondants et les capacités d'absorption de l'appareil digestif (syndrome vitulaire).

A l'inverse, quand il n'y a pas ou très peu de possibilité de mobilisation des réserves, la carence en nutriment entraîne une chute rapide du niveau des performances : il en va ainsi à propos des acides aminés indispensables. Une telle situation peut être considérée comme propice à l'apparition de dysfonctionnements métaboliques variés. Cependant, dans certains cas, des mécanismes de néosynthèse peuvent compenser au moins partiellement un niveau d'apport insuffisant ; l'efficacité d'un tel processus dépend alors de la disponibilité des précurseurs métaboliques concernés, comme cela est particulièrement net dans le cas de la gluconéogénèse.

Tous ces mécanismes impliqués dans le cas des nutriments peuvent également être mis en jeu à propos de substances non nutritionnelles, tels les métaux lourds (dont le rôle nutritionnel n'est pas pour l'instant reconnu), tels les résidus d'additifs, de pesticides,... contaminants de l'alimentation, ou tels les ions H+ ou l'ammoniac survenant au cours des acidoses ou des alcaloses

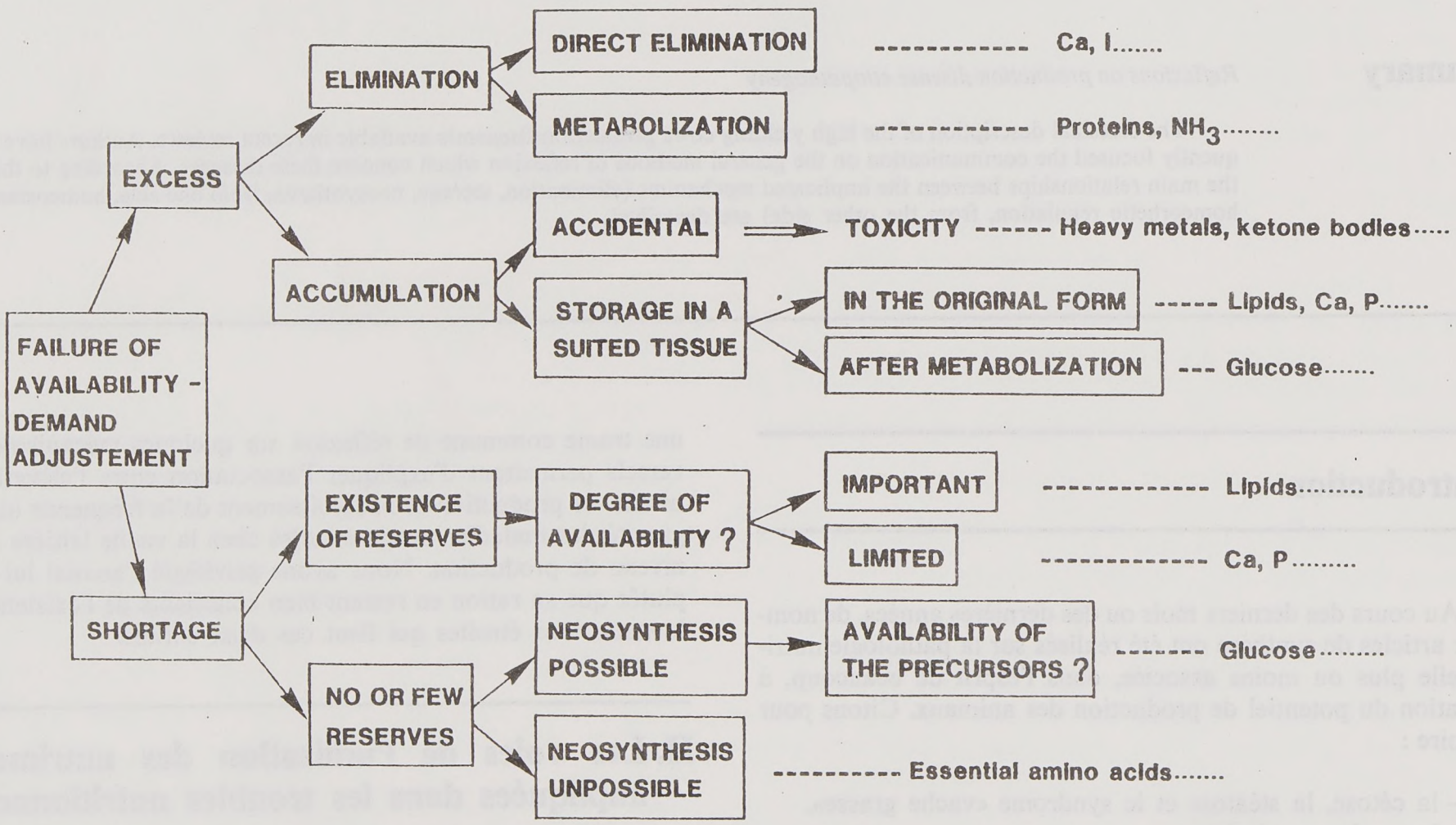


FIG. 1 : Diagramme général des fonctions impliquées dans les «maladies de production»

General scheme of the functions implicated in production diseases

(D. Sauvant 1982)

minérales, en fonction de la nature de la ration utilisée et de la chronologie de la distribution de ses constituants. De ce point de vue, la VLHP se trouve exposée à des troubles acidosiques ou alcalosiques selon la stratégie alimentaire choisie.

III. Actions et contraintes physiologiques au sein de l'organisme de la vache laitière

A. L'homéorhèse

Pour s'adapter aux variations du niveau d'exportation des nutriments, l'organisme animal met en jeu, par l'intermédiaire de régulations hormonales, des mécanismes *d'homéorhèse*.

L'homéorhèse se définit par la hiérarchisation des priorités métaboliques entre les tissus et les modifications métaboliques destinées à un bon accomplissement des caractéristiques zootechniques qui sont spécifiques d'un état physiologique donné. La physiologie de la vache en production, particulièrement en début de lactation, constitue un bon exemple d'homéorhèsie : l'ensemble des métabolismes et des relations intertissus est bouleversé en vue d'assurer un apport suffisant de nutriments à la mamelle, par exemple :

– une lipomobilisation du tissu adipeux met à la disposition de la mamelle une quantité importante d'acides gras en vue de contribuer à l'élaboration de la matière grasse du lait (fig. 2),

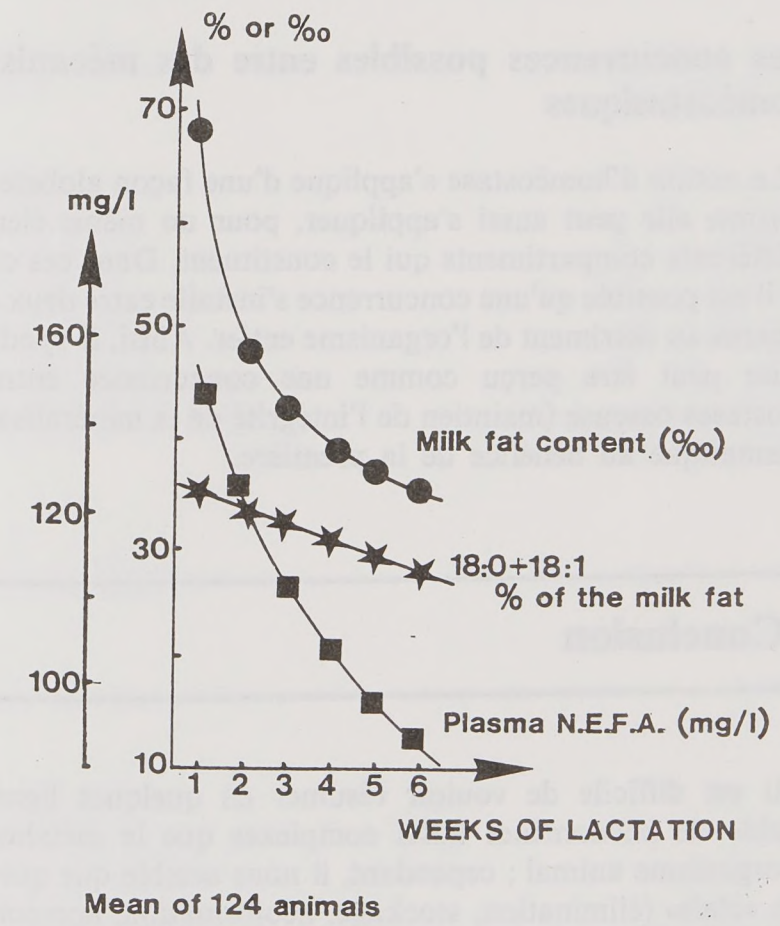


FIG. 2 ; Evolution des paramètres de lipomobilisation chez la chèvre en début de lactation. Moyenne de 124 animaux

Evolution of lipomobilization parameters in goat in early lactation. Mean of 124 animals

(Sauvant, Chilliard, Morand-Fehr unpubl.)

– l'absorption intestinale du calcium est activée «au prorata» des besoins calciques de l'organisme de la vache en lactation (fig. 3) si bien que le bilan calcique ne dépend ni de la quantité de Ca ingérée, ni de celle excrétée dans le lait, mais du CUDr de Ca (tabl. 1).

TABLEAU 1

Relation entre les paramètres de l'utilisation du calcium par la vache laitière

Relationship between parameters of Ca utilization by dairy cow

Digestibilité apparente *Apparent digestibility*	1				
Digestibilité réelle *True digestibility*	1,00	1			
Ca ingéré *Ca intake*	0,30	0,32	1		
Ca produit dans le lait *Ca excretion in milk*	0,58	0,59	0,36	1	
Bilan calcique *Ca balance*	0,69	0,68	0,05	– 0,17	1

Corrélations calculées à partir de 624 mesures de bilan, (A.R.C., 1980)
Correlations calculated from 624 balance data (A.R.C. 1980)

B. Le rôle de l'homéostase vis-à-vis de l'homéorhèse

Les mécanismes d'homéorhèse agissent à l'intérieur de certaines limites tracées par la nécessité du maintien de certaines concentrations de métabolites et des équilibres physiologiques compatibles avec un fonctionnement vital normal, c'est-à-dire en respectant l'homéostase de l'organisme. Il y a donc état «anormal» à partir du moment où les mécanismes homéorhésiques débordent ceux de l'homéostase. Ainsi, l'accumulation de corps cétoniques peut être perçue comme une rupture d'homéostase consécutive à une utilisation trop intense du glucose par la mamelle. Plus les contraintes homéostasiques relatives à un type de nutriment sont «étroites» et moins les mécanismes d'homéorhèse pourront s'exprimer. Cet aspect induit en quelque sorte une hiérarchie dans l'efficacité des mécanismes héméorhétiques s'attachant aux différentes filières métaboliques impliquées dans la production laitière, et cette hiérarchie se répercute directement sur le niveau des différentes sécrétions mammaires. Une bonne illustration de ces phénomènes concerne le cas d'une vache sous-alimentée (fig. 4). Dans ce cas, la production de lactose, qui dépend de la disponibilité en glucose dans l'organisme, chute de façon rapide et importante, s'accompagne par une moindre chute des productions de minéraux et des protéines et une chute encore moins marquée, voire parfois absente, de la production de matières grasses.

C. L'harmonisation des processus d'homéorhèse contribuant à la production du lait

Les mécanismes de l'homéorhèse ne sont pas limités par les seules contraintes homéostasiques de l'organisme. Ils doivent agir dans le respect d'une harmonie suffisante dans le temps des niveaux d'activité des grandes filières métaboliques contribuant au

lait (protéines, glucides, lipides, minéraux) de telle sorte que la composition du produit exporté demeure à l'intérieur des limites tracées par l'évolution, voire la sélection. Ainsi, les taux de matières grasses, de protéines, de lactose et de minéraux du lait varient dans certaines limites ; en outre, ces variations sont associées entre elles.

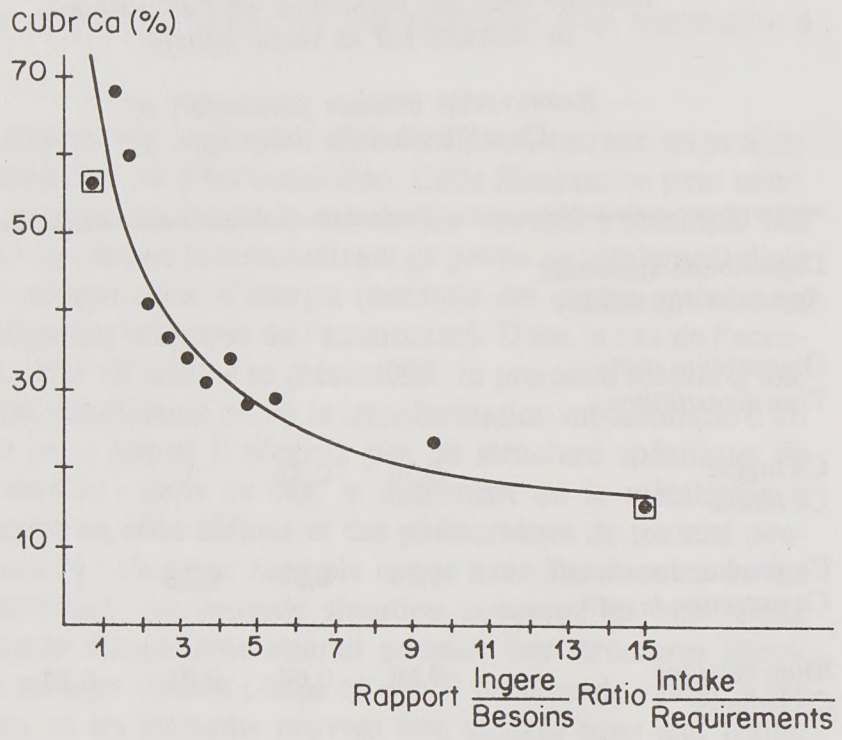


FIG. 3 : Variation de la digestibilité réelle du calcium en fonction de son niveau d'ingestion par la vache laitière

Variation of Ca true digestibility with its level of intake by dairy cows

Source : A.R.C. (à partir de 778 mesures de bilan)

From A.R.C. (778 balances)

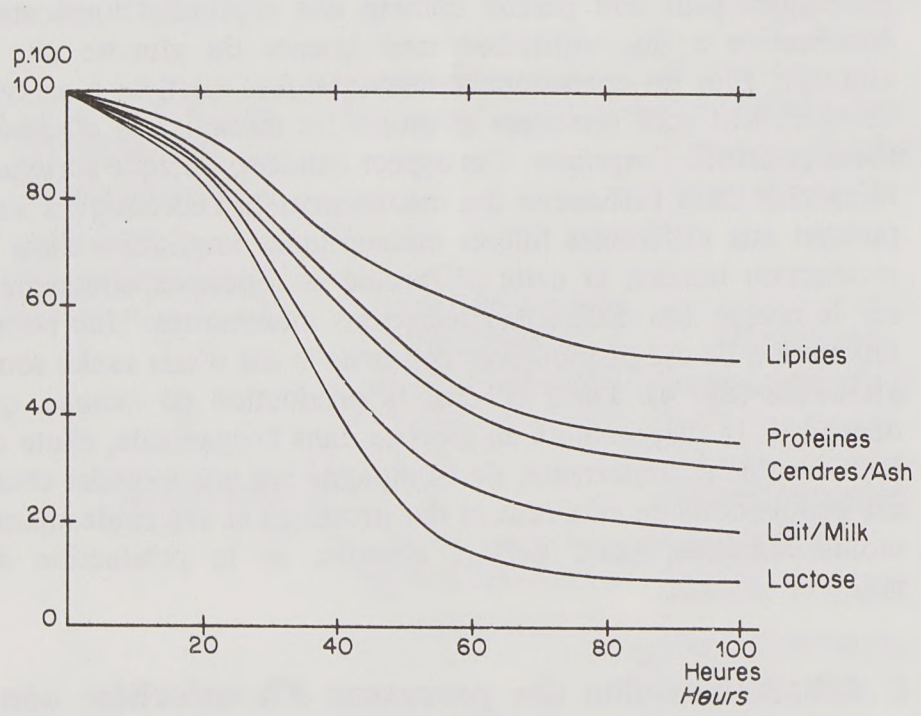


FIG. 4 : Influence du jeûne sur l'évolution des sécrétions de la mamelle chez la vache (d'après Brody, 1952)

Influence of fasting on the dairy cow mammary secretion (from Brody, 1952)

Cette harmonisation entre les niveaux d'activité des différentes filières, s'exprime en particulier par des possibilités de «passage» de métabolites d'une filière à l'autre. Cet aspect de complémentarité concerne par exemple

– la contribution de la filière protéine à la filière glucose-lactose par le biais de la néoglucogénèse,

– la contribution de la filière glucose-lactose à la filière lipide par l'intermédiaire de la fourniture d'NAPDH, d'ATP et de précurseurs du glycérol.

Dans la mesure où des «sous-filières» peuvent être distinguées, ces dernières fonctionnent également avec un certain degré d'harmonie. Ainsi la sécrétion lipidique dépend de deux principales filières : synthèse mammaire d'acides gras en C_4 à C_{16} à partir de précurseurs courts (en C_2 et C_4), prélèvement dans le sang d'acides gras (en C_{16} et C_{18} principalement). Lorsque pour différentes raisons (lipomobilisation, ration riche en lipides contenant une forte proportion d'acides gras longs) la disponibilité en acides gras en C_{18} augmente dans la mamelle, il y a inhibition partielle de la synthèse mammaire qui permet :

– d'éviter une exportation massive de lipides,

– d'économiser des molécules carbonées, de l'énergie (ATP) et des donneurs d'hydrogène (NADPH).

Les non complémentarités structurelles ou passagères entre filières peuvent aboutir à des situations anormales. Ainsi. la cétose peut être perçue comme l'impossibilité du secteur glucidique (glucose-lactose) à répondre à la demande accrue de la filière des lipides.

D. Les concurrences possibles entre des mécanismes homéostasiques

La notion d'homéostase s'applique d'une façon globale à un organisme; elle peut aussi s'appliquer, pour un même élément, aux différents compartiments qui le constituent. Dans ces conditions, il est possible qu'une concurrence s'installe entre deux compartiments au détriment de l'organisme entier. Ainsi, le syndrome vitulaire peut être perçu comme une concurrence entre les homéostases osseuse (maintien de l'intégrité de la minéralisation) et plasmatique au bénéfice de la première.

IV. Conclusion

Il est difficile de vouloir résumer en quelques lignes un ensemble de phénomènes aussi complexes que le métabolisme d'un organisme animal ; cependant, il nous semble que quelques points «clefs» (élimination, stockage, néoformation, homéorhèse, homéostase) doivent permettre de comprendre l'ensemble et pouvoir ainsi aider à mieux raisonner les tenants et aboutissants des maladies nutritionnelles des hautes productrices. Dans ce domaine, il est évident que les observations cliniques sont indispensables. Cependant, il nous semble que des progrès considérables ne pourront être obtenus que grâce à des recherches permettant d'aboutir à une meilleure connaissance de la physiologie de la haute productrice de lait.

Chez le ruminant laitier à haut potentiel de production, la mise bas est l'acte initiateur d'un bouleversement métabolique et hormonal profond. Des filières métaboliques très diverses se mettent alors en place de façon brutale et quasi-simultanée pour conduire à la production de lait dans le respect de l'homéostase. Leur efficacité est en rapport avec la nature et la quantité des nutriments ou des éléments impliqués dans cette production. Ces deux aspects qualitatif et quantitatif sont sous la dépendance des apports instantanés exogènes (alimentaires) et endogènes (mobilisation de réserves), eux-mêmes sensibles au facteur temps : «effet de rémanence» qui ralentit la vitesse d'adaptation de l'organisme (exemple de l'augmentation progressive et décalée dans le temps de l'absorption intestinale de calcium) ou «effet de pendule» selon lequel un mécanisme compensateur se trouve mis en jeu avec une ampleur excessive par rapport à sa finalité métabolique.

Ce double phénomène de simultanéité et de chronologie se complique encore en fonction des interrelations métaboliques et du maintien obligatoire de l'homéostasie. Il en résulte l'existence de *priorités métaboliques* qui, d'une part, sont la traduction de la bonne adaptation de l'espèce à ses conditions de milieu mais qui paradoxalement constituent des risques pathologiques, du moins dans le cas de la V.L.H.P. Ces priorités métaboliques représentent donc la première étape des troubles observés ; elles entranent, en effet, des perturbations métaboliques nombreuses qui rendent compte à la fois de la diversité et de l'association des symptomes observés.

Un certain recul s'avère donc nécessaire pour saisir le moment où la physiologie propre à la V.L.H.P. bascule dans le domaine de la pathologie, c'est-à-dire aussi dans celui de la perte économique. Il doit permettre d'adopter une attitude moins fataliste quant à la fréquence et à la gravité des troubles pathologiques en égard au niveau de production.

Références bibliographiques

Parturient Hypocalcemia, 1970. Ed. Anderson ; Ac. Press, New-York, Londres.

Production disease in farm animals, 1972. Ed. Payne, Hibitt, Sansom, 1972 ; Baillière, Tindall, Londres.

Lactation : a comprehensive treatise, Tome II, 1974. Ed. Larson, Smith. AC. Press, New-York, Londres.

Metabolic diseases in farm animals, 1977. Ed. Payne ; W.H. Médical books, Londres.

Le syndrome de la vache grasse, Journée de la société Française de Buiatrie, 5-6 juin 1980, E.N.V. Nantes.

Alimentation, santé, qualité, 1981. Ed. R. Wolter *et al.*, CENAPSE-ENVA.

BAUMAN D.E, CURRIE W.B., 1980. *J. Dairy Sc.*, **63**, 1514-1529.

SCIENCES

- **Abrégé d'écologie générale**
  Robert BARBAULT
  Collection "Abrégés de Sciences" - 1983, 224 p., 108 fig., 75 F
  L'ouvrage rassemble en un petit volume, à l'intention d'un large public, l'essentiel de l'écologie contemporaine.
  L'écologie y apparaît d'abord comme une science fondamentale, mais l'auteur montre aussi comment l'homme s'inscrit étroitement en tant que sujet et objet dans la dynamique des écosystèmes et le devenir de la biosphère.

- **Les phéromones. Aspects biochimiques et biologiques**
  Michel BARBIER. Préface du Professeur Derek BARTON
  1982, 144 p., 43 fig., 5 tabl. 125 F
  Première monographie française sur les phéromones, vecteurs chimiques assurant la communication chez les Invertébrés, les Vertébrés et certains Végétaux.

- **Mécanismes cellulaires et moléculaires du vieillissement**
  Ladislas ROBERT
  Collection de biologie moléculaire n° 5 - 1983, 192 p., 56 fig., 198 F
  Analyse d'une façon à la fois critique et synthétique les données expérimentales accumulées au niveau moléculaire et cellulaire pour tenter de comprendre à leur lumière le phénomène de sénescence de l'organisme. Abondante bibliographie.

Collection "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA"

- **La régression. Nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique**
  Richard TOMASSONE, Elisabeth LESQUOY et Claude MILLIER
  1983, 184 p., 51 fig., 73 tabl., 130 F
  Monographie sur la méthode la plus connue et la plus employée : la Régression. Exposé allant du cas de la régression simple à celui de la régression multiple, mettant l'accent sur l'appréciation critique des coefficients de régression, de détermination, et donnant la priorité aux problèmes réels et quotidiens. Avec exercices et deux programmes informatiques de régression linéaire et non-linéaire.

- **Introduction aux modèles mathématiques en biologie**
  Emmanuel JOLIVET
  1982, 152 p., 55 fig., 105 F
  Ouvrage d'introduction à l'utilisation des modèles mathématiques servant à l'évolution de phénomènes biologiques. Il permet aux étudiants et chercheurs en biologie de se familiariser avec la manipulation d'objets mathématiques utilisés couramment en modélisation.

Ces ouvrages sont en vente en librairie ou à la **Maison du Livre Spécialisé**
42-48, rue de la Colonie 75640 Paris Cedex 13 Tél. : 581.51.15

MASSON

BON DE COMMANDE à retourner à la M.L.S.

Je désire recevoir les ouvrages suivants : _____

_____

Ci-joint mon règlement libellé à l'ordre de la M.L.S. de . . . . . F (participation aux frais de port : 1 vol. : 9 F, 2 vol. : 13 F, 3 vol. : 16 F, 4 vol. et + : 21 F).

Nom_____ Prénom_____

Adresse_____

_____

Signature :

461

Prix public TTC au 15.10.83.

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique

Directeurs de la Publication : C. MALTERRE et A. HODEN

I.N.R.A. Publications - Route de St-Cyr - 78000 Versailles
Dépôt légal : *3ème trimestre 1983*
N° C.P.P.A.P.:573 ADEP